

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

COEXISTENCE D'UN COMPLEXE D'ESPÈCES CRYPTIQUES À DES
ÉCHELLES LOCALES ET RÉGIONALES

THÈSE
PRÉSENTÉE
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DU DOCTORAT EN BIOLOGIE

PAR
KAVEN DIONNE

AOÛT 2015

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.07-2011). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

À mes parents Chantal et André

« We need not marvel at extinction; if we must marvel, let it be at our own presumption in imagining for a moment that we understand the many complex contingencies on which the existence of each species depends. »

- C. Darwin, *The origin of species*

REMERCIEMENTS

La présente thèse est le fruit d'un nombre incalculable d'heures passées au laboratoire, de plusieurs nuits blanches d'analyse et de quelques moments d'inspiration pour coucher le tout sur papier. La plupart des efforts physiques et mentaux qu'a requis la production de ce document sont de moi, mais je n'aurais jamais réussi à terminer cette tâche colossale sans les apports de plusieurs personnes que je tiens à remercier de tout cœur.

Merci à Christian Nozais, mon directeur de recherche, de m'avoir à nouveau fait confiance pour mener à terme un projet d'une telle envergure. Merci pour ton aide sur le terrain et au lab et merci pour tes conseils. Merci également aux étudiants de ton laboratoire, en particulier Geneviève Brouillet-Gauthier et Patricia Glaz, pour les conversations et le partage de trucs qui m'ont permis d'avancer. Bonne chance à tous dans vos projets futurs! Merci également à France Dufresne, ma co-directrice, et à tous ses étudiants, pour m'avoir encore permis de squatter votre laboratoire pendant toutes ces années.

Encore une fois, un merci spécial à Roland Vergilino, mon mentor et ami, pour tes conseils, ta patience et tous ces moments passés au lab ou devant une bonne bière méritée. Un gros merci aux étudiants qui m'ont aidé sur le terrain et/ou en laboratoire : Laurence Paquette, Michèle Pelletier-Rousseau, Hubert Philippon, Mirana Miharisoa Rakotomanga, Félix St-Pierre et Astrid Tempestini. Merci pour vos

efforts et votre dévouement. Merci à Aurore Levivier, Marion Trudel et David Xie, pour l'intérêt que vous avez manifesté pour mon projet de doctorat et pour les *Hyalella* lorsque j'ai eu la chance de vous mentorer dans vos projets respectifs. J'espère que ces expériences ont été aussi enrichissantes pour vous qu'elles l'ont été pour moi!

Merci aux techniciens et au personnel de soutien de l'UQAR et de l'ISMER : Geneviève Allard, Louise Amyot, Mathieu Babin, James Caveen, Jonathan Coudé, Pauline Dubé, Steeven Ouellet, Danie Massé, Louiselle Lévesque, Cécile Renault, Pascal Rioux, Marie-Andrée Roy et Mélanie Simard. Merci également à Jonathan Gagnon de l'Université Laval. Merci pour tous ces coups de pouce que vous m'avez donnés chacun à votre tour. Merci à Dominique Arseneault, Alain Caron, Gwénaëlle Chaillou, Robert Chabot, Richard Cloutier, Mathilde Couturier, Éric Harvey, Yves Lemay et Hacène Tamdrari. Pour vos informations, vos conseils, votre aide. Merci également aux gens qui ont accepté d'évaluer les différentes épreuves de mon doctorat : Dominique Gravel, Richard Cloutier, Magella Guillemette, Jean-Éric Tremblay et Gesche Winkler. Un merci particulier à Beatrix Beisner, Mathew Leibold et Gesche Winkler pour votre temps passé à évaluer la présente thèse. Je pense que vos conseils et vos critiques constructives m'ont permis de beaucoup m'améliorer en tant que scientifique.

Merci au personnel de la Réserve faunique Duchénier, de la Réserve faunique Rimouski, de la Réserve faunique Matane, du Parc national du lac Témiscouata, de la Zec Bas-Saint-Laurent, de la Zec Owen, de l'Organisme de Bassin Versant du Nord-Est du Bas-Saint-Laurent et aux différents villégiateurs du Bas-Saint-Laurent, pour nous avoir fourni gentiment de l'information et nous avoir permis d'échantillonner sur

vos territoires. Merci au Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada, à EnviroNord et à l'Association internationale des études québécoises pour le coup de pouce financier; à Boréas et au Centre d'études nordiques pour le prêt du matériel de terrain.

Enfin, un merci très spécial à ma famille qui m'a appuyé durant toute l'épreuve des études supérieures. Je remercie mes parents Chantal et André, mon frère Michel, ma tante Denise, mon oncle Gaston et mes cousins Josée et François pour avoir cru en moi et en ma capacité à mener à terme un tel projet. Merci à mes beaux-parents Serge et Nicole pour leurs encouragements. Merci aussi à Pascale Tremblay pour son amitié.

Enfin, je remercie mon petit Soleil, Astrid. La prochaine fois, c'est ton tour.

AVANT-PROPOS

La présente thèse de doctorat est présentée sous la forme de cinq chapitres. Le premier et le cinquième chapitre correspondent respectivement à l'introduction générale et à la conclusion générale de la thèse. Les chapitres 2, 3 et 4 sont rédigés en anglais et sont écrits sous la forme de manuscrits soumis ou en préparation pour soumission à des revues scientifiques avec comités de lecture. Le chapitre 2 est en révision pour publication dans la revue *Hydrobiologia*, le chapitre 3 est en voie d'être soumis pour publication à la revue *Ecology* alors que le chapitre 4 est en préparation pour soumission à la revue *Ecology Letters*.

Ce projet a été financé par le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) grâce à une subvention octroyée à Christian Nozais et grâce à une bourse d'étude doctorale accordée à Kaven Dionne. K. Dionne a également reçu une bourse de recherche interdisciplinaire de la part du programme de formation FONCER du CRSNG en sciences environnementales nordiques EnviroNord ainsi qu'une bourse de voyage de la part de l'Association internationale des études québécoises.

La contribution de chacun des auteurs des articles présentés dans la présente thèse est précisée au début de chaque chapitre. Bien que Christian Nozais et France Dufresne soient co-auteurs de tous les articles et Dominique Gravel, Roland Vergilino et Nicolas Mouquet soient co-auteurs du troisième article, le présent

manuscrit doit être considéré comme la thèse de l'étudiant. L'apport de C. Nozais et de F. Dufresne en a été essentiellement un de supervision, bien que leurs commentaires et ceux de D. Gravel, R. Vergilino et N. Mouquet aient grandement amélioré la qualité du manuscrit.

TABLES DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ii
AVANT-PROPOS	v
LISTE DES FIGURES.....	xii
LISTE DES TABLEAUX.....	xviii
LISTE DES ABRÉVIATIONS.....	xxi
RÉSUMÉ GÉNÉRAL	xxiv
CHAPITRE I	
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1 Écologie des communautés.....	1
1.2 Qu'est-ce qu'une communauté?.....	3
1.3 Niche écologique	4
1.4 Dérive écologique et théorie neutre	9
1.5 Dispersion et métacommunautés	11
1.6 La spéciation	17
1.7 Distinguer les mécanismes liés à la formation des communautés	18
1.8 Que sont les espèces cryptiques?	20
1.9 Le complexe <i>Hyalella azteca</i>	22
1.9.1 Coexistence des espèces du complexe <i>H. azteca</i> à l'échelle locale	23
1.10 Objectifs et hypothèses	25
1.10.1 Objectif 1 : Fractionnement isotopique et renouvellement des tissus des amphipodes	27
1.10.2 Objectif 2 : Diète des espèces cryptiques de <i>H. azteca</i> dans les lacs.....	30
1.10.3 Objectif 3 : Répartition des espèces cryptiques à l'échelle régionale	32

CHAPITRE II

HIGH DIFFERENCES IN TROPHIC ENRICHMENT FACTORS AMONG
FRESHWATER AMPHIPODS FROM THE *HYALELLA AZTECA* COMPLEX 37

2.0	Résumé.....	38
2.1	Abstract.....	39
2.2	Introduction.....	40
2.3	Material and methods.....	42
2.3.1	Collection of animals	42
2.3.2	Food preparation	43
2.3.3	First experiment: TEFs measurement	44
2.3.4	Second experiment: Turnover rate measurement	46
2.3.5	Stable isotope analysis	48
2.4	Results.....	51
2.4.1	Growth assessment and survivorship.....	51
2.4.2	Turnover rate experiment.....	54
2.4.3	TEFs measurement	57
2.5	Discussion.....	61
2.6	Conclusion	68
2.7	Acknowledgements.....	69

CHAPITRE III

DO CRYPTIC SPECIES HAVE DIFFERENT DIETS IN LAKES?..... 71

3.0	Résumé.....	72
3.1	Abstract.....	73
3.2	Introduction.....	74
3.3	Material and methods.....	78
3.3.1	Sampling.....	78
3.3.2	Amphipod species identification	82

3.3.3	Stable isotope analysis	83
3.3.4	Data analysis	84
3.4	Results.....	86
3.4.1	Species occurrence.....	86
3.4.2	C:N values of amphipods	91
3.4.3	Isotopic composition of amphipods.....	92
3.4.4	Diet of amphipods.....	100
3.5	Discussion.....	113
3.5.1	Isotopic compositions	113
3.5.2	Diet of amphipods.....	115
3.5.3	Niche partitioning and overlap	120
3.6	Conclusion	124
3.7	Acknowledgements.....	124

CHAPITRE IV

ARE CRYPTIC SPECIES COMMUNITIES EXPLAINED BY SPATIAL, ENVIRONMENTAL OR BIOTIC PROCESSES?	127
---------------------------------------------------------------------------------------------------	-----

4.0	Résumé.....	129
4.1	Abstract.....	130
4.2	Introduction.....	131
4.3	Material and methods.....	134
4.3.1	Amphipods collection	134
4.3.2	Species identification and description	139
4.3.3	Measurements of the physicochemical parameters	143
4.3.4	Relative roles of spatial processes and environmental conditions.....	144
4.3.5	Species co-occurrence.....	147
4.3.6	Population genetics	148
4.4	Results.....	148
4.4.1	Species identification and description	148

4.4.2	Relative roles of spatial processes and environmental conditions.....	151
4.4.3	Species co-occurrence.....	154
4.4.4	Population genetic.....	155
4.5	Discussion.....	161
4.6	Conclusion	167
4.7	Acknowledgements.....	168
CHAPITRE V		
CONCLUSION GÉNÉRALE		171
5.1	Contexte et originalité de l'étude	171
5.2	Rappel des objectifs	173
5.3	Principaux résultats.....	177
5.3.1	Fractionnement isotopique et taux de renouvellement des tissus	177
5.3.2	Diète des espèces cryptiques dans les lacs.....	181
5.3.3	Répartition des espèces cryptiques à l'échelle régionale	184
5.4	Portée de l'étude	189
5.5	Limitations de l'étude.....	193
5.5.1	Fractionnement isotopique et taux de renouvellement des tissus.....	193
5.5.2	Diète des espèces cryptiques dans les lacs.....	194
5.5.3	Répartition des espèces cryptiques à l'échelle régionale	196
5.6	Perspectives.....	198
5.6.1	Critère d'invasibilité.....	199
5.6.2	Co-occurrence avec d'autres invertébrés.....	200
5.6.3	Dispersion des amphipodes entre lacs	201
ANNEXES		203
ANNEXE A		204
ANNEXE B.....		205
ANNEXE C.....		206

ANNEXE D	207
ANNEXE E	208
ANNEXE F	209
ANNEXE G	212
ANNEXE H	214
ANNEXE I	217
ANNEXE J	219
ANNEXE K	224
ANNEXE L	227
ANNEXE M	228
ANNEXE N	229
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	230

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.1** Les quatre mécanismes qui forment les communautés selon la théorie de l'écologie des communautés de Vellend (2010). La spéciation, la dérive écologique, la niche écologique (ou sélection selon la terminologie de Vellend (2010)) et la dispersion vont interagir pour déterminer la dynamique des communautés à plusieurs échelles spatiales et temporelles. Figure adaptée de Vellend (2010).2
- Figure 1.2** La niche écologique d'une espèce décrite selon ses besoins (a) et son impact (b) sur deux ressources substituables R1 et R2. Le graphique (a) montre l'isocline de croissance nette nulle (ICNN) de l'espèce, c'est-à-dire les combinaisons de densités de R1 et R2 pour lesquelles l'espèce a une valeur adaptative absolue nulle alors que les taux de natalité et de mortalité sont égaux. La zone grise à droite de l'ICNN correspond aux densités de R1 et R2 pour lesquelles la population a une croissance positive et inversement pour la zone blanche à gauche de l'ICNN. Le graphique montre que l'espèce est moins limitée par R1 que par R2 car sa population a besoin d'une densité moindre de R1 pour croître. Le graphique (b) représente l'impact *per capita* d'une espèce sur R1 et R2. Les flèches grises montrent l'impact de l'espèce sur chacune des ressources de façon indépendante alors que la flèche noire représente la somme des deux vecteurs et s'appelle le vecteur d'impact. Figure adaptée de Leibold (1995) et Chase et Leibold (2003).5
- Figure 1.3** ICNNs et vecteurs d'impacts pour deux espèces A et B consommant deux ressources substituables R1 et R2 (a et b). Les vecteurs d'impact de chaque espèce (I_A et I_B) sont placés à l'intersection des ICNNs des deux espèces afin d'examiner la stabilité de leur interaction. Les lignes en tirets correspondent à l'inverse des vecteurs d'impacts; les points situés à l'intérieur de ces lignes indiquent les densités en ressources pour lesquelles les deux espèces peuvent potentiellement coexister, alors que les points situés au-dessus ou en-dessous de ces lignes indiquent les densités en ressources pour lesquelles la compétition de l'une des espèces rejettera l'autre du milieu. Le graphique (a) montre la situation dans laquelle chaque espèce a un plus grand impact sur la ressource qui limite le plus la croissance de sa population, de sorte que la coexistence locale de ces espèces sera potentiellement stable. Le graphique (b) montre la situation dans laquelle chaque espèce a un plus grand impact sur la ressource limitant le plus la croissance de l'autre espèce, résultant en une coexistence locale instable des espèces. Si les ICNNs ne se recoupent pas, l'espèce ayant les plus faibles besoins en ressources existera seule (situation non montrée). Figure modifiée de Chase et Leibold (2003).8

Figure 1.4 Représentation schématique des quatre perspectives présentées par Leibold *et al.* (2004) et Holyoak *et al.* (2005) pour expliquer le fonctionnement des métacommunautés : la dynamique des parcelles (a), le tri des espèces (b), l'effet de masse (c) et les modèles neutres (d). Les schémas présentent la situation dans laquelle deux espèces A et B compétitionnent entre elles pour les ressources du milieu. Les flèches connectent les populations d'où originent les migrants avec les sites potentiels à coloniser, désignés ici par les grand rectangles ou ovales; les formes différentes désignent des milieux aux conditions environnementales différentes. Les flèches solides indiquent une dispersion plus forte que les flèches en tirets; la tête des flèches indique si la dispersion est unidirectionnelle ou bidirectionnelles entre les sites. La forme de la boîte entourant le nom de l'espèce indique que l'espèce est la meilleure compétitrice dans son milieu lorsque la boîte est de la même forme que celle du site. En (a), la dynamique des parcelles est montrée pour un cas où la coexistence des espèces est possible. Les deux espèces ont développé un compromis entre la capacité à compétitionner et la capacité à se disperser : l'espèce A est la meilleure compétitrice alors que l'espèce B est la meilleure colonisatrice. La parcelle vide pourrait éventuellement être colonisée par l'une des deux espèces. En (b), chaque espèce a une niche écologique différente. Le tri des espèces fait que chaque espèce occupe un site selon les conditions environnementales rencontrées alors que les taux de dispersion sont trop faibles pour permettre aux espèces de coloniser des milieux où elles ne sont pas les meilleures compétitrices. En (c), l'effet de masse permet aux espèces d'être présentes dans les milieux moins favorables en raison des taux de dispersion élevés à partir des sources. En (d), les modèles neutres supposent que les espèces ont des valeurs adaptatives similaires. Dans ce cas, les communautés sont régies par les processus stochastiques liés à la démographie des populations des espèces, par la spéciation et par la dispersion aléatoire d'individus entre les sites. Figure modifiée de Leibold *et al.* (2004). 16

Figure 1.5 Schéma représentant les différentes structures du corps d'un amphipode du complexe *Hyalella azteca*. Figure modifiée de Bousfield (1973). 23

Figure 1.6 Diagramme schématique résumant la démarche de la présente thèse. 26

Figure 2.1 Changes in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in *Hyalella azteca* amphipods (species B) from Lake des Baies (Bas-Saint-Laurent, Quebec, Canada) during the turnover rate experiment, when feeding on conditioned birch leaves (a and c) and on periphyton in the controls (b and d). For a and c, solid line represents best fit nonlinear regression and dashed line represents the delay during which the isotopic composition of amphipods was not yet changing; for b and d, solid line represent least squares regression. *d* Days. 56

Figure 3.1 Carbon and nitrogen stable isotope compositions of amphipods from the different groups sampled at the three sites of Lac des Baies in June, August and October 2010. *Circles* represent *H. azteca* species A, *triangles pointing up* represent *H. azteca* species B, *squares* represent *H. azteca* species C, *diamonds* represent *H. azteca* species D; signs are black for amphipods sampled in the shallow zone and white for amphipods sampled in the deep zone. Letters at the left of signs denote amphipods with significantly different isotopic values..... 88

Figure 3.2 Carbon and nitrogen stable isotope compositions of amphipods from the different groups sampled at the three sites of Lac Ferré in June, August and October 2010. *Circles* represent *H. azteca* species A and *squares* represent *H. azteca* species C; signs are black for amphipods sampled in the shallow zone and white for amphipods sampled in the deep zone. Letters at the left of signs denote amphipods with significantly different isotopic values. 89

Figure 3.3 Carbon and nitrogen stable isotope compositions of amphipods from the different groups sampled at the three sites of Lac Neigette in June, August and October 2010. *Circles* represent *H. azteca* species A, *triangles pointing up* represent *H. azteca* species B, *squares* represent *H. azteca* species C, *diamonds* represent *H. azteca* species D and *triangles pointing down* represent *G. lacustris*; signs are black for amphipods sampled in the shallow zone and white for amphipods sampled in the deep zone. Letters at the left of signs denote amphipods with significantly different isotopic values. 90

Figure 3.4 Carbon and nitrogen stable isotope compositions from potential food sources (after correction for fractionation) and of amphipods from the different groups sampled at the three sites of Lac des Baies in June, August and October 2010. *Red crosses* represent detritus leaves, *blue crosses* represent periphyton, *green crosses* represent SOM, *circles* represent *H. azteca* species A, *triangles pointing up* represent *H. azteca* species B, *squares* represent *H. azteca* species C and *diamonds* represent *H. azteca* species D; signs are black for amphipods sampled in the shallow zone and white for amphipods sampled in the deep zone. Black crosses represent gastropods and “X” represent *Daphnia* sp., for comparison..... 106

Figure 3.5 Carbon and nitrogen stable isotope compositions from potential food sources (after correction for fractionation) and of amphipods from the different groups sampled at the three sites of Lac Ferré in June, August and October 2010. *Red crosses* represent detritus leaves, *blue crosses* represent periphyton, *green crosses* represent SOM, *cyan crosses* represent epiphyton, *circles* represent *H. azteca* species A and *squares* represent *H. azteca* species C; signs are black for amphipods sampled in the shallow zone and white for amphipods sampled in the deep zone. Black crosses represent gastropods and “X” represent *Daphnia* sp., for comparison. 109

Figure 3.6 Carbon and nitrogen stable isotope compositions from potential food sources (after correction for fractionation) and of amphipods from the different groups sampled at the three sites of Lac Neigette in June, August and October 2010. *Red crosses* represent detritus leaves, *blue crosses* represent periphyton, *green crosses* represent SOM, *circles* represent *H. azteca* species A, *triangles pointing up* represent *H. azteca* species B, *squares* represent *H. azteca* species C, *diamonds* represent *H. azteca* species D and *triangles pointing down* represent *G. lacustris*; signs are black for amphipods sampled in the shallow zone and white for amphipods sampled in the deep zone. Black crosses represent gastropods and “X” represent *Daphnia* sp., for comparison..... 112

Figure 4.1 Map of the locations of the 64 lakes sampled in Bas-Saint-Laurent and Gaspésie (Eastern Quebec, Canada). Pie charts represent the fractions of each amphipod species in the communities of the study region as determined for each lake for 30 individuals (species A= blue, species B= red, species C= green, species D= purple, *G. lacustris*= cyan). The number next to a pie chart is the number of the lake where the amphipods were sampled. 135

Figure 4.2 Scaling 2 biplot of the principal component analysis (PCA) on the morphological measurements made on the amphipods. The first and second PC axes explain 59.6% and 20.3%, respectively, of the variation in the data set. Arrows represent each morphological variables measured on the amphipods (BL: body length, HL: head length, ML: mucronations length, EP: eye perimeter divided by HL, NM: number of dorsal mucronations, TAL: total antennae length divided by HL, ANT2/1: length of antenna 2 divided by the length of antenna 1). *Circles* represent *H. azteca* amphipods from species A, *triangles* represent *H. azteca* amphipods from species B, *Crosses* represent *H. azteca* amphipods from species C and *X* represent *H. azteca* amphipods from species D. The number next to a symbol is the number of the lake where the amphipods were sampled. 150

Figure 4.3 Correlation between the log-transformed Bray-Curtis dissimilarity between amphipod communities of the lakes of the study region and linear geographic distance..... 151

- Figure 4.4** Variation partitioning results showing the pure and shared influences of the environmental component (upper left circle), a linear trend (upper right circle) and the spatial component (lower circle) on amphipod species composition. Numbers represent adjusted R^2 values; the empty fractions have small negative adjusted R^2 values..... 153
- Figure 4.5** Correlation for each *H. azteca* species between the genetic distance between populations of the lakes of the study region calculated as Edwards distance and log-transformed geographic distance. 156
- Figure 4.6** Haplotype network for *H. azteca* species A in the lakes of the study region. Each pie chart represents a single haplotype, with the size of the pie proportional to the number of individuals who possess that particular haplotype. The roman number next to the pie chart identifies the haplotype. Each color represent a different lake where haplotypes are present. The lines between pie charts represent the relation between haplotypes; the number of black dots on a line represents the number of nucleotide differences between two haplotypes. 157
- Figure 4.7** Haplotype network for *H. azteca* species B in the lakes of the study region. Each pie chart represents a single haplotype, with the size of the pie proportional to the number of individuals who possess that particular haplotype. The roman number next to the pie chart identifies the haplotype. Each color represent a different lake where haplotypes are present. The lines between pie charts represent the relation between haplotypes; the number of black dots on a line represents the number of nucleotide differences between two haplotypes. 158
- Figure 4.8** Haplotype network for *H. azteca* species C in the lakes of the study region. Each pie chart represents a single haplotype, with the size of the pie proportional to the number of individuals who possess that particular haplotype. The roman number next to the pie chart identifies the haplotype. Each color represent a different lake where haplotypes are present. The lines between pie charts represent the relation between haplotypes; the number of black dots on a line represents the number of nucleotide differences between two haplotypes. 159
- Figure 4.9** Haplotype network for *H. azteca* species D in the lakes of the study region. Each pie chart represents a single haplotype, with the size of the pie proportional to the number of individuals who possess that particular haplotype. The roman number next to the pie chart identifies the haplotype. Each color represent a different lake where haplotypes are present. The lines between pie charts represent the relation between haplotypes; the number of black dots on a line represents the number of nucleotide differences between two haplotypes. 160

Figure 5.1 Photos à l'échelle d'amphipodes représentant les différentes espèces trouvées au Bas-Saint-Laurent et en Gaspésie. L'amphipode *H. azteca* de l'espèce A provenait du lac Caribou, celui de l'espèce B provenait du lac Bébé, celui de l'espèce C du lac Ferré et celui de l'espèce D et le *Gammarus lacustris* provenaient du lac Inconnu. 186

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 2.1 Isotopic compositions (in ‰) and C:N ratios of amphipods from the field and from the fractionation experiment (mean \pm SD, n = 5 for all samples except for amphipods feeding on cyanoperiphyton from Lake France (n = 4) and from Lake Ferré (n = 1)). Values with asterisks are significantly different from values of amphipods from the field.....	49
Tableau 2.2 Head lengths of amphipods at the start and the end of the fractionation experiment and number of survivors, for each treatment.	52
Tableau 2.3 Two-way ANOVAs to assess if amphipods grew over the course of the fractionation and turnover rate experiment.....	53
Tableau 2.4 Carbon and nitrogen composition of foods (mean \pm SD, n = 3).....	57
Tableau 2.5 Trophic enrichment factors (TEF) (in ‰) for amphipods from the first experiment (mean \pm SD, n = 5 for all samples except for amphipods feeding on cyanoperiphyton from Lake France (n = 4) and Lake Ferré (n = 1))	59
Tableau 2.6 Two-way ANOVAs to assess the effect of food type and lake of origin of the amphipods on the fractionation of carbon and nitrogen isotopes	60
Tableau 3.1 Coordinates and site characteristics of lakes sampled in 2010.	80
Tableau 3.2 One-way MANOVAs results comparing for each lake the isotopic compositions of <i>H. azteca</i> amphipods from different groups (different species and/or sampling depths). Asterisks denote significant differences ($P < 0.05$). ...	93
Tableau 3.3 Two-way MANOVAs results comparing among months for each lake the isotopic compositions of invertebrates from different groups (different species and/or sampling depths). Groups: <i>G. lacustris</i> from the shallow zone (GLs), <i>H. azteca</i> species A from the shallow zone (HAs) or the deep zone (HAd), <i>H. azteca</i> species B from the shallow zone (HBs) or the deep zone (HBd), <i>H. azteca</i> species C from the shallow zone (HCs) or the deep zone (HCd), <i>H. azteca</i> species D from the shallow zone (HDs) or the deep zone (HDd). Asterisks denote significant differences ($P < 0.05$).....	94

- Tableau 3.4** Mean isotopic compositions (in ‰) among sites of the different potential food sources of amphipods sampled in the lakes for each month (mean \pm SD). n = number of replicates at the lake scale; each replicate except for *Daphnia sp* has a value based on 3 pseudo-replicates. 101
- Tableau 3.5** Bayesian mixing model (SIAR) results for amphipods sampled from each site of Lake des Baies for each month in 2010. Percentiles show the 1st to 95th range of potential contribution. Sources with a necessary contribution (minimal potential contribution > 0%) in bold. Groups: *H. azteca* species A from the shallow zone (HAs), *H. azteca* species B from the shallow zone (HBs) or the deep zone (HBd), *H. azteca* species C from the deep zone (HCd), *H. azteca* species D from the shallow zone (HDs) or the deep zone (HDd). The mention "out" after the group name means that amphipods had isotopic compositions that were always completely outside of the mixing polygon created by the isotopic compositions of the food sources after correction for fractionation (nom = not enough organic matter detected for analysis). 104
- Tableau 3.6** Bayesian mixing model (SIAR) results for amphipods sampled from each site of Lake Ferré for each month in 2010. Percentiles show the 1st to 95th range of potential contribution. Sources with a necessary contribution (minimal potential contribution > 0%) in bold. Groups: *H. azteca* species A from the shallow zone (HAs) or the deep zone (HAd), *H. azteca* species C from the shallow zone (HCs) or the deep zone (HCd) (abs = food source not available at the site). 107
- Tableau 3.7** Bayesian mixing model (SIAR) results for amphipods sampled from each site of Lake Neigette for each month in 2010. Percentiles show the 1st to 95th range of potential contribution. Sources with a necessary contribution (minimal potential contribution > 0%) in bold. Groups: *G. lacustris* from the shallow zone (GLs), *H. azteca* species A from the shallow zone (HAs) or the deep zone (HAd), *H. azteca* species B from the shallow zone (HBs), *H. azteca* species C from the shallow zone (HCs) or the deep zone (HCd), *H. azteca* species D from the deep zone (HDd). The mention "out" after the group name means that amphipods had isotopic compositions that were always completely outside of the mixing polygon created by the isotopic compositions of the food sources after correction for fractionation. 110
- Tableau 4.1** Coordinates, drainage basin and physicochemical parameters of each lake sampled in Bas-Saint-Laurent and Gaspésie (Eastern Quebec, Canada) (OM = organic matter). (Cond = $\mu\text{S cm}^{-1}$, DOC = mg L^{-1} , Chl *a* = mg m^{-3} , TP = $\mu\text{mol L}^{-1}$, TOCS = mg of organic matter per mg of sediment) 136

Tableau 4.2 Morphological measurements made on five amphipods per species per lake (mean \pm standard deviation). 141

Tableau 4.3 Number of observed (J_{obs}) and expected (J_{exp}) occurrences for each pair of amphipod species with the probability that each pair could cooccur less (P_{lt}) or more (P_{gt}) if their distributions were truly random of one another. Asterisks denote significant differences from expected frequency ($P < 0.05$). 154

LISTE DES ABRÉVIATIONS

abs	<i>Food source absent from the littoral zone</i>
AIC _c	<i>Corrected Akaike information criterion</i>
ANT2/1	<i>Length of antenna 2 divided by the length of antenna 1</i>
BL	<i>Total body length</i>
CF-IRMS	<i>Continuous-flow Isotope Ratio Mass Spectrometry</i>
Chl <i>a</i>	<i>Chlorophyll a concentration</i>
CO1	<i>Cytochrome oxidase 1</i>
Cond	<i>Conductivity</i>
df	<i>Degree of freedom</i>
DOC	<i>Dissolved organic carbon</i>
D _s	<i>Lake development index</i>
EA	<i>Elemental analysis</i>
EP	<i>Eye perimeter</i>
GAs	<i>Gasteropod sampled in the shallow part of the littoral zone</i>
GIS	<i>Geographic information system</i>
GLs	<i>Gammarus lacustris amphipod sampled in the shallow part of the littoral zone</i>
HAd	<i>Hyalella azteca amphipod from provisional species A sampled in the deep part of the littoral zone</i>
HAs	<i>Hyalella azteca amphipod from provisional species A sampled in the shallow part of the littoral zone</i>

HBd	<i>Hyalella azteca</i> amphipod from provisional species B sampled in the deep part of the littoral zone
HBs	<i>Hyalella azteca</i> amphipod from provisional species B sampled in the shallow part of the littoral zone
HCd	<i>Hyalella azteca</i> amphipod from provisional species C sampled in the deep part of the littoral zone
HCs	<i>Hyalella azteca</i> amphipod from provisional species C sampled in the shallow part of the littoral zone
HDd	<i>Hyalella azteca</i> amphipod from provisional species D sampled in the deep part of the littoral zone
HDs	<i>Hyalella azteca</i> amphipod from provisional species D sampled in the shallow part of the littoral zone
HL	Half-life (chapitre 2); Total head length (chapitre 4)
ICNN	Isocline de croissance nette nulle
J_{exp}	Expected frequency
J_{obs}	Observed frequency
LA1	Length of antenna 1
LA2	Length of antenna 2
MANOVA	Multivariate analysis of variance
MEM	Moran's eigenvector map
ML	Mucronations length
NM	Number of mucronations on the pleon
nom	No organic matter detected for the sample
PC	Principal component
PCA	Principal component analysis
PCR	Polymerase chain reaction
P_{gt}	Probability that two species are co-occurring more frequently than expected if the species were randomly associated

P_{it}	<i>Probability that two species are co-occurring less frequently than expected if the species were randomly associated</i>
PZ	<i>Pelagic zone</i>
RDA	<i>Redundancy analysis</i>
RFLP	<i>Restriction fragment length polymorphism</i>
SD	<i>Standard deviation</i>
SOM	<i>Sediment organic matter</i>
SS	<i>Sum of square</i>
TAL	<i>Total antennae length</i>
TEF	<i>Trophic enrichment factor</i>
TOCS	<i>Total organic content of the sediments</i>
TP	<i>Total phosphorus</i>
VPDB	<i>Vienna Pee Dee Belemite</i>

RÉSUMÉ GÉNÉRAL

Plusieurs mécanismes liés à la niche écologique, à la dérive écologique, à la dispersion et à la spéciation participent à la formation et à la dynamique des communautés tant à des échelles locales que régionales. Toutefois, le rôle et l'importance de ces mécanismes sont souvent difficiles à distinguer car ces mécanismes peuvent interagir, et des mécanismes différents peuvent mener à la formation de communautés semblables. Dans ce contexte, les communautés d'espèces cryptiques, souvent soupçonnées d'être écologiquement équivalentes, semblent particulièrement intéressantes pour étudier le rôle des mécanismes liés à la dérive écologique et à la dispersion. Cette recherche de doctorat avait pour objectif général d'approfondir nos connaissances sur le rôle respectif des mécanismes liés à la niche écologique et ceux liés à la dérive écologique et à la dispersion dans la formation des communautés d'espèces cryptiques, tant à l'échelle locale que régionale, en utilisant comme modèle les amphipodes du complexe d'espèces cryptiques *Hyalella azteca*.

Notre objectif général était divisé principalement en deux sous-objectifs. Premier sous-objectif : à l'échelle locale (le lac), vérifier si les différentes espèces cryptiques du complexe *H. azteca* occupaient des niches trophiques différentes. Préalablement à cet objectif, nous avons vérifié si des amphipodes du complexe *H. azteca* provenant de différents lacs avaient des facteurs de fractionnement isotopique du carbone et de l'azote différents entre eux et lorsqu'ils se nourrissaient sur des sources de nourriture différentes : feuilles de bouleau conditionnées et deux types de périphyton. Ensuite, nous avons échantillonné des amphipodes dans trois lacs du Bas-Saint-Laurent (Québec, Canada) à trois sites par lac, deux profondeurs et trois dates et utilisé les isotopes stables du carbone et de l'azote pour comparer la composition isotopique des amphipodes avec celles de leurs nourritures potentielles. Deuxième sous-objectif : à l'échelle régionale (plusieurs lacs), déterminer l'importance relative des procédés spatiaux, environnementaux et biotiques pour expliquer la composition des communautés d'espèces cryptiques d'amphipodes *H. azteca*. Pour cet objectif, nous avons échantillonné et identifié à l'espèce des amphipodes dans 64 lacs du Bas-Saint-Laurent et de la Gaspésie pour lesquels nous avons également mesuré divers paramètres physicochimiques.

Nous avons montré que les amphipodes avaient des différences significatives dans leurs facteurs de fractionnement isotopiques entre les traitements (environ 3,0‰ à la

fois pour le carbone et l'azote). Le fractionnement des amphipodes sur le carbone était davantage affecté par le type de nourriture sur lequel ils se nourrissaient alors que le fractionnement sur l'azote était davantage affecté par le lac d'origine des amphipodes. Nous avons également montré que les amphipodes ont renouvelé le carbone et l'azote de leurs tissus en environ un mois. À l'échelle locale, dans les lacs, les amphipodes de différentes espèces du complexe *H. azteca* avaient des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ et des utilisations de leur habitat qui parfois se chevauchaient et d'autres fois se distinguaient. Comme des différences étaient souvent observées pour des amphipodes d'une même espèce échantillonnés à différentes profondeurs, cela suggère que les amphipodes *H. azteca* se nourrissaient probablement à priori sur les sources de nourritures qui étaient disponibles au site où ils se trouvaient plutôt que de se répartir à l'intérieur des lacs en fonction d'une source de nourriture particulière. À l'échelle régionale, en utilisant une approche de partitionnement de variation, nous avons trouvé que les communautés d'amphipodes *H. azteca* étaient faiblement mais significativement affectées par les conditions environnementales et par la structure spatiale. La compétition interspécifique et la prédation par les poissons n'étaient probablement pas importantes pour expliquer la présence ou l'absence des espèces dans les lacs de la région étant donné que les plupart des associations d'espèces ont été classées par un modèle probabiliste comme étant aléatoires. Le fait qu'il y ait un niveau élevé de variation qui reste inexploquée suggère que des procédés comme le tri des espèces et le déclin de la similarité des communautés en fonction de la distance géographique ont probablement joué des rôles modestes pour modéliser les communautés de la région; les facteurs environnementaux et les événements historiques non-structurés spatialement et la dérive écologique à l'intérieur des lacs avaient probablement des rôles plus importants. Dans l'ensemble, nos résultats montrent que les espèces d'un complexe d'espèces cryptiques pouvaient avoir à la fois des différences et des chevauchements dans leurs niches trophiques et dans leurs besoins environnementaux. Cela suggère que l'association de certaines espèces du complexe étaient davantage influencée par des procédés liés à la niche écologique alors que les associations d'autres espèces étaient probablement davantage influencées par des procédés liés à la dérive écologique.

Mots-clés : Amphipodes, communauté, co-occurrence, détritus organiques, diète, espèces cryptiques, fractionnement isotopique, *Hyaella azteca*, isotopes stables, lac, niche trophique

Keywords: Amphipods, community, co-occurrence, cryptic species, diet, *Hyaella azteca*, isotopic fractionation, lake, organic detritus, stable isotopes, trophic niche

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Écologie des communautés

L'un des grands défis de la recherche en écologie est de comprendre comment les espèces s'assemblent en communautés. Traditionnellement, les chercheurs ont mis beaucoup d'effort à étudier les communautés à une échelle surtout locale et à vérifier l'influence des processus se déroulant à cette échelle : la relations entre les espèces et leur environnement mais également les relations entre les espèces entre elles (compétition, prédation, mutualisme, parasitisme) (Ricklefs, 1987; Cottenie *et al.*, 2003). Toutefois, depuis quelques années, nombre de travaux soulignent que les communautés observées à une échelle locale sont souvent structurées à la fois par des procédés se déroulant à l'échelle locale et par des procédés se produisant à l'échelle régionale, comme par exemple la dispersion d'individus provenant d'autres communautés présentes dans la région ou les échanges de matière organique entre écosystèmes (Holt, 1994; Cottenie *et al.*, 2003; Polis *et al.*, 2004; Gravel *et al.*, 2010; Vellend, 2010; Logue *et al.*, 2011). Aussi, l'importance des processus stochastiques est maintenant de plus en plus reconnue pour expliquer, au moins en partie, les assemblages d'espèces observés en nature (Gravel *et al.*, 2006). Dans sa théorie de l'écologie des communautés, Vellend (2010) résume les mécanismes impliqués dans la formation des communautés sous quatre étiquettes : la sélection des espèces, la

dérive écologique, la spéciation et la dispersion (Fig. 1.1). Les espèces sont ajoutées dans une communauté via la spéciation et la dispersion et l'abondance relative de chaque espèce est ensuite modifiée par la dérive, la sélection et la dispersion. Ces mécanismes peuvent agir tant à l'échelle locale (une seule communauté) qu'à l'échelle régionale (métacommunauté) (Vellend, 2010).

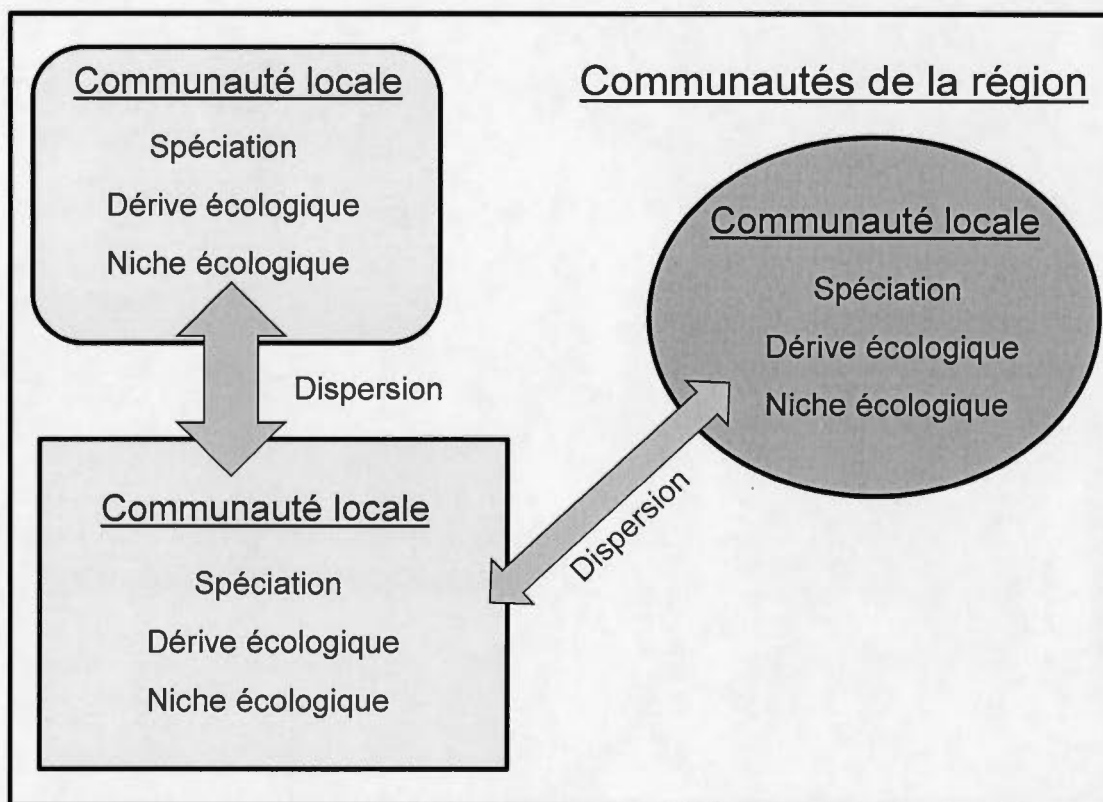


Figure 1.1 Les quatre mécanismes qui forment les communautés selon la théorie de l'écologie des communautés de Vellend (2010). La spéciation, la dérive écologique, la niche écologique (ou sélection selon la terminologie de Vellend (2010)) et la dispersion vont interagir pour déterminer la dynamique des communautés à plusieurs échelles spatiales et temporelles. Figure adaptée de Vellend (2010).

Un mot sur l'utilisation du terme « sélection » par Vellend. Le terme « sélection » désigne habituellement le fait que les individus d'une population ayant des traits phénotypiques différents vont avoir des valeurs adaptatives (*fitness*) différentes, c'est-à-dire des chances de survivre et de se reproduire différentes (Darwin, 1859). Vellend (2010) applique le concept de sélection à la communauté d'espèces essentiellement comme un synonyme du concept de niche écologique. En fait, la niche écologique des espèces est une conséquence de la sélection : la sélection détermine quels traits permettent à des espèces de persister dans un milieu et permet éventuellement à ces espèces de s'y adapter (Holt, 2003). Dans la présente thèse, j'utiliserai le terme « niche écologique » plutôt que « sélection » étant donné sa plus grande utilisation dans la littérature traitant de l'écologie des communautés.

1.2 Qu'est-ce qu'une communauté?

Le terme « communauté » désigne un groupe plus ou moins défini dans le temps et dans l'espace d'espèces interagissant ensemble dans un milieu (Leibold *et al.*, 2004; Holyoak *et al.*, 2005). On peut distinguer les communautés selon la persistance de l'assemblage des espèces dans le temps. On parle de « coexistence stable », aussi appelé simplement « coexistence » par certains auteurs (Leibold et McPeck, 2006; Siepielski *et al.*, 2010), lorsque la persistance des espèces dans la communauté est indéfinie dans le temps et ne montre pas de tendance à long terme; elle résulte nécessairement d'une différenciation de niche écologique entre les espèces (Chesson, 1991; 2000). On parle de « coexistence instable » lorsque la persistance des espèces dans la communauté n'est pas indéfinie et que des espèces sont vouées à être exclues du système à plus ou moins long terme; ce type de coexistence est favorisé lorsque les espèces du système ont des valeurs adaptatives similaires (Chesson, 2000). Comme il est souvent difficile à court terme de distinguer entre coexistence stable et

instable sans connaître les mécanismes ayant mené à la formation de la communauté, on pourra utiliser le terme « co-occurrence » pour désigner globalement la situation dans laquelle des espèces sont retrouvées ensemble dans un milieu, indépendamment du fait que leur persistance soit indéfinie ou non (Leibold et McPeck, 2006; Siepielski *et al.*, 2010).

1.3 Niche écologique

La niche écologique est un concept pouvant renvoyer à plusieurs définitions (Silvertown 2004; Soberón 2007). D'un côté, elle fait référence à l'ensemble des conditions environnementales et des ressources qui doivent être présentes et des besoins qui doivent être remplis pour qu'une espèce puisse s'établir et persister dans un milieu (niche de Grinnell) (Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957). À l'intérieur de cette perspective, on distingue généralement l'effet des conditions environnementales (par exemple, la température ou le pH), qui ne peuvent être consommés par un organisme mais dont les valeurs vont déterminer si une espèce peut vivre dans un habitat ou non, de l'effet d'une ressource qui peut être utilisée et épuisée par les consommateurs (Soberon, 2007). De fait, une ressource correspond à toute substance ou facteur qui est utilisé par un organisme et dont la plus grande disponibilité dans l'environnement peut potentiellement augmenter le taux de survie, de croissance et/ou de reproduction de son consommateur (Tilman, 1982). Une ressource peut donc correspondre à des sources de nutriments, mais aussi, par exemple, à des sites aux conditions environnementales adéquates pour s'établir ou à l'espace-refuge contre les prédateurs si la disponibilité de ces sites peut être limitante pour la croissance de la population d'une espèce. D'un autre côté, la niche écologique peut aussi faire référence au rôle d'une espèce, à l'impact qu'elle a sur son milieu lors de son exploitation des ressources (niche d'Elton) (Elton, 1927). Pour Leibold (1995), ces

deux conceptions de la niche vont de pair et doivent être considérées comme des aspects de la « niche totale » des espèces. Elles font référence respectivement à la réponse (aux besoins) d'une espèce face à son environnement et à l'impact d'une espèce sur son environnement lors de son exploitation des ressources (Leibold, 1995; Chase et Leibold, 2003) (Fig. 1.2).

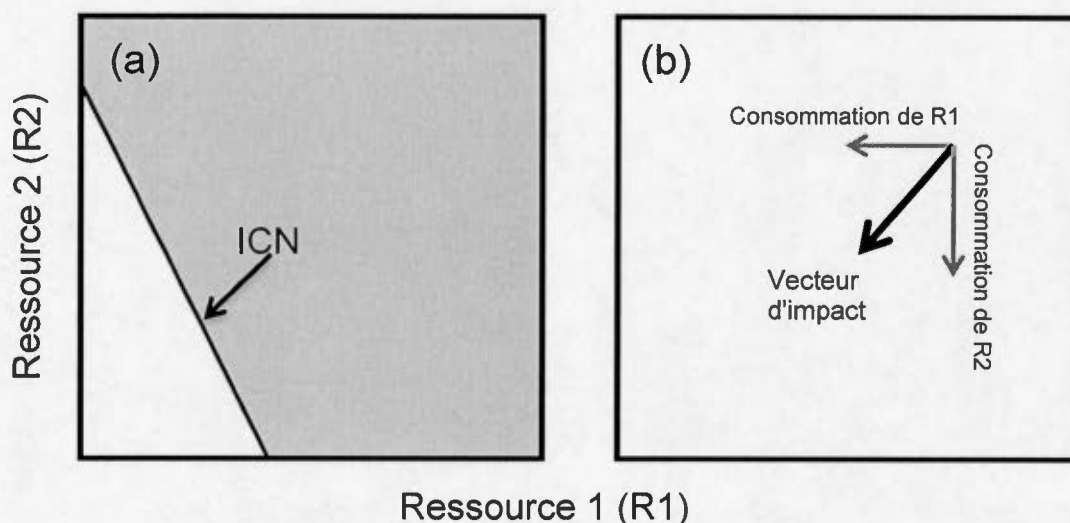


Figure 1.2 La niche écologique d'une espèce décrite selon ses besoins (a) et son impact (b) sur deux ressources substituables R1 et R2. Le graphique (a) montre l'isocline de croissance nette nulle (ICNN) de l'espèce, c'est-à-dire les combinaisons de densités de R1 et R2 pour lesquelles l'espèce a une valeur adaptative absolue nulle alors que les taux de natalité et de mortalité sont égaux. La zone grise à droite de l'ICNN correspond aux densités de R1 et R2 pour lesquelles la population a une croissance positive et inversement pour la zone blanche à gauche de l'ICNN. Le graphique montre que l'espèce est moins limitée par R1 que par R2 car sa population a besoin d'une densité moindre de R1 pour croître. Le graphique (b) représente l'impact *per capita* d'une espèce sur R1 et R2. Les flèches grises montrent l'impact de l'espèce sur chacune des ressources de façon indépendante alors que la flèche noire représente la somme des deux vecteurs et s'appelle le vecteur d'impact. Figure adaptée de Leibold (1995) et Chase et Leibold (2003).

Selon le principe de l'exclusion compétitive, dans un milieu homogène, des espèces ne peuvent coexister localement si elles occupent des niches écologiques identiques. Il est attendu qu'une espèce qui aurait ne serait-ce qu'un léger avantage sur les autres pour accéder aux ressources limitantes devrait à terme proliférer et exclure les autres du milieu dans lequel elle performe le mieux (Gause, 1934; Hardin, 1960; Connell, 1961). Pour coexister de façon stable, des espèces doivent nécessairement occuper des niches écologiques suffisamment différentes pour minimiser la compétition entre elles pour les ressources limitées du milieu (Chesson, 2000; Leibold et McPeck, 2006). Lorsque des espèces coexistent de façon stable, leurs populations respectives sont capables à partir d'une population réduite de réatteindre, en présence des autres espèces de la communauté, les densités de population qu'elles avaient lorsque la communauté était à l'équilibre; il s'agit d'une condition à la coexistence qui s'appelle le « critère d'invasibilité » (Chesson, 1991; Chesson, 2000; Siepielski et McPeck, 2010). Pour que cela soit possible, il faut que l'effet de la compétition interspécifique soit moins important pour les populations de chaque espèce que l'effet de la compétition intraspécifique (Chesson, 2000). Dans une telle situation, cela veut dire que les individus d'une espèce dont la population décroît sont avantagés car le relâchement de la compétition qu'ils subissent favorise leur accès aux ressources et donc leur chances de survivre, de grandir et de se reproduire. Afin d'éviter d'être exclues du milieu, des espèces qui compétitionnent peuvent développer des différences écologiques qui leur permettront d'occuper des niches écologiques différentes. Ces différences écologiques correspondent à des compromis qui les avantagent sur certains axes de leur niche écologiques mais qui les désavantagent nécessairement par rapport à leurs compétiteurs sur d'autres axes (Chesson, 2000).

Pour que des espèces coexistent à l'échelle régionale, il suffit pour elles d'avoir des besoins environnementaux différents et que les environnements dans

lesquels chacune performe le mieux soient présents (Leibold, 1998; Soberón, 2007). À l'échelle locale, pour coexister de façon stable, les espèces doivent développer des compromis à la fois dans la réponse qu'elles ont face à leur environnement et dans l'impact qu'elles ont sur ce dernier lorsqu'elles exploitent les ressources (Leibold, 1998; Chase et Leibold, 2003). D'un côté, pour pouvoir se trouver dans un même milieu, les espèces doivent avoir des besoins similaires en terme de conditions environnementales. Toutefois, pour que la coexistence soit possible, elles doivent avoir des besoins différents en ressources de façon à ce que chaque espèce ait une valeur adaptative plus élevée sous certaines conditions que celle des autres espèces (Leibold, 1995). Par exemple, dans un système à deux espèces compétitionnant pour deux ressources, la population d'une première espèce doit être davantage limitée par la disponibilité d'une ressource 1 alors que la population d'une deuxième espèce doit être davantage limitée par la disponibilité d'une ressource 2 (Leibold, 1995); la situation est aussi valide si une espèce est davantage limitée par la disponibilité d'une ressource alors que la deuxième espèce est davantage limitée par le risque de prédation d'un prédateur commun aux deux espèces (Leibold, 1996; 1998; Chase et Leibold, 2003).

Alors que les besoins de chaque espèce vont déterminer si la coexistence des espèces est possible dans un milieu, les impacts de chaque espèce sur la disponibilité des ressources (ou sur la densité d'un prédateur) vont déterminer si cette coexistence sera stable (Leibold, 1995; Chase et Leibold, 2003). Dans le cas de deux espèces compétitionnant pour deux ressources, la communauté sera stable lorsque chaque espèce aura un plus grand impact sur la ressource qui limite le plus la croissance de sa propre population (Fig. 1.3). Dans le cas de la compétition pour une ressource nuancée par un prédateur commun, la stabilité de la communauté demandera que l'espèce la plus affectée par le prédateur (donc, l'espèce qui est la meilleure

compétitrice pour la ressource) bénéficie davantage par prise à la croissance du prédateur (Leibold, 1995; 1996; 1998; Chase et Leibold, 2003).

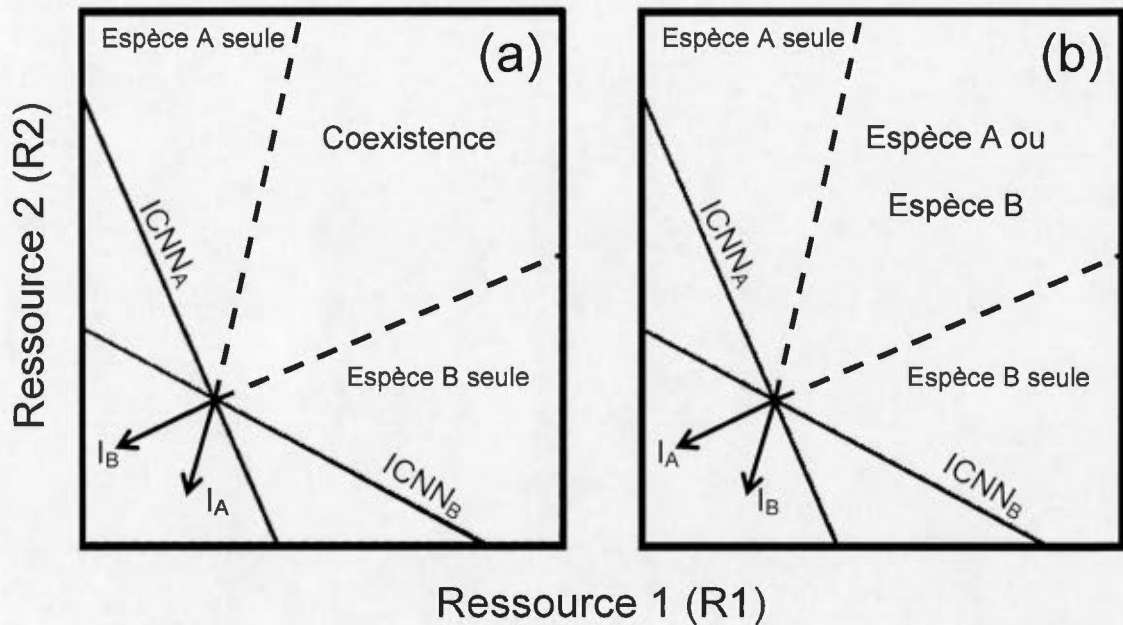


Figure 1.3 ICNNs et vecteurs d'impacts pour deux espèces A et B consommant deux ressources substituables R1 et R2 (a et b). Les vecteurs d'impact de chaque espèce (I_A et I_B) sont placés à l'intersection des ICNNs des deux espèces afin d'examiner la stabilité de leur interaction. Les lignes en tirets correspondent à l'inverse des vecteurs d'impacts; les points situés à l'intérieur de ces lignes indiquent les densités en ressources pour lesquelles les deux espèces peuvent potentiellement coexister, alors que les points situés au-dessus ou en-dessous de ces lignes indiquent les densités en ressources pour lesquelles la compétition de l'une des espèces rejettera l'autre du milieu. Le graphique (a) montre la situation dans laquelle chaque espèce a un plus grand impact sur la ressource qui limite le plus la croissance de sa population, de sorte que la coexistence locale de ces espèces sera potentiellement stable. Le graphique (b) montre la situation dans laquelle chaque espèce a un plus grand impact sur la ressource limitant le plus la croissance de l'autre espèce, résultant en une coexistence locale instable des espèces. Si les ICNNs ne se recoupent pas, l'espèce ayant les plus faibles besoins en ressources existera seule (situation non montrée). Figure modifiée de Chase et Leibold (2003).

Comme plusieurs habitats sont fragmentés et hétérogènes dans le temps et dans l'espace, les espèces peuvent aussi se répartir différemment dans un milieu selon les différentes conditions environnementales rencontrées (Mouquet et Loreau, 2002; Mouquet *et al.*, 2005). On retrouve dans les milieux hétérogènes différents habitats qui conviendront à des espèces occupant des niches écologiques différentes, leur permettant donc de coexister à l'échelle locale dans la mesure où un individu qui occupe un site au conditions qui lui sont favorables sera en mesure d'exclure les individus des autres espèces puisqu'il y est un meilleur compétiteur (Leibold, 1998; Holyoak *et al.*, 2005).

1.4 Dérive écologique et théorie neutre

La dérive écologique désigne les changements dans l'abondance des espèces d'une communauté qui sont dus aux processus stochastiques liés à la démographie des espèces (Alonso *et al.*, 2006; Adler *et al.*, 2007; Vellend, 2010). L'abondance relative de chaque espèce dans la communauté fluctue au gré des processus stochastiques liés à la naissance et à la mort d'individus (Hubbell, 2006; Adler *et al.*, 2007). Plus les espèces d'une communauté ont des valeurs adaptatives similaires, plus elles seront sujettes à la dérive écologique (Chesson, 2000).

Les modèles neutres en écologie s'intéressent au cas extrême où les espèces n'ont pas de différence de valeur adaptative significative entre elles (Bell, 2001; Hubbell, 2001; Adler *et al.*, 2007). Selon cette perspective, les espèces peuvent être écologiquement équivalentes et les impacts de la compétition interspécifique et de la compétition intraspécifique sur les populations de chaque espèce sont égaux

(Chesson, 2000; Alonso *et al.*, 2006; Adler *et al.*, 2007). La coexistence des espèces à l'échelle locale est instable car aucune espèce n'a d'avantage particulier pour persister indéfiniment dans le milieu (Chesson, 2000). Les espèces peuvent apparaître dans une communauté via la spéciation aléatoire grâce aux mutations génétiques et à la dispersion aléatoire à partir d'autres communautés, alors que la dérive écologique expliquera les variations observées dans les abondances relatives des espèces dans le temps et dans l'espace (Hubbell, 2006). L'identité des espèces présentes dans la communauté change éventuellement aléatoirement jusqu'à ce que toutes les espèces sauf une soit éteinte, mais comme c'est un processus qui peut être très long, surtout dans un environnement qui fluctue peu, les espèces peuvent sembler coexister (Chesson, 2000).

L'une des difficultés des modèles basés sur la théorie neutre en écologie est qu'ils supposent que les espèces sont écologiquement équivalentes. Or, très peu de différences entre les espèces sont nécessaires pour qu'elles soient considérées comme écologiquement différentes, quoiqu'il n'est pas toujours facile de dire quelles différences pourraient permettre à des espèces de coexister de façon stable via des niches écologiques et jusqu'à quel point ces différences doivent être importantes pour que cela soit possible (Chesson, 2000). À l'heure actuelle, plusieurs auteurs considèrent que les communautés naturelles sont en fait le résultat à la fois des processus stochastiques dont tiennent compte les modèles neutres en écologie et de l'exclusion compétitive dont tient compte la perspective de coexistence via des niches écologiques (Gravel *et al.*, 2006; Adler *et al.*, 2007), chaque communauté étant plus ou moins affectées par ces processus selon l'importance du chevauchement des niches écologiques des espèces et selon l'environnement dans lequel elles vivent (Gravel *et al.*, 2006).

1.5 Dispersion et métacommunautés

La dispersion désigne le mouvement d'organismes au-delà du lieu où ils ont été produits (Nathan, 2001; Limolino *et al.*, 2010; Vellend, 2010). La dispersion des organismes est un procédé important pour expliquer les communautés car elle est essentielle à la colonisation de nouveaux milieux par des espèces et permet à des communautés plus ou moins éloignées d'être connectés par l'échange d'individus. La dispersion est dite « active » lorsque les organisme se déplacent par leurs propres moyens alors qu'elle est dite « passive » lorsque les organismes dépendent d'un agent externe pour leur transport, comme par exemple le vent, les courants aquatiques ou d'autres organismes (Bilton *et al.*, 2001; De Meutter *et al.*, 2007; Vanschoenwinkel *et al.*, 2008a, b, c). Chez les disperseurs passifs, avoir un corps de petite taille améliore souvent la capacité des organismes à se disperser car ils sont alors plus faciles à transporter par leur vecteur (De Bie *et al.*, 2012). Chez les disperseurs actifs, avoir un corps de grande taille serait avantageux car ces organismes sont alors plus indépendants des vecteurs de dispersion et peuvent activement chercher un habitat qui leur convient (De Bie *et al.*, 2012). Le moyen de locomotion des organismes affectera grandement leur capacité à se disperser; par exemple, les organismes qui peuvent voler vont généralement se disperser plus loin que les organismes qui sont limités à se déplacer sur le sol ou par les cours d'eaux (De Bie *et al.*, 2012). La qualité et la configuration des connections entre habitats limitera également la capacité des organismes à se disperser (Fahrig et Merriam, 1994). Toutefois, plusieurs organismes ont développé des adaptations phénotypiques leur permettant d'améliorer leur capacité à se disperser et à survivre au voyage: stade résistant aux conditions extrêmes de l'environnement (comme par exemple la dessiccation, les variations de température, le passage dans le tractus digestif d'un animal), stades ayant une mobilité accrue (stades larvaires chez plusieurs organismes strictement aquatiques, adultes pouvant voler chez les insectes), production d'un nombre élevé de propagules,

développement de comportements et de structures morphologiques (crochets, colles) améliorant l'adhésion des organismes à leur vecteur (Bilton *et al.*, 2001; Murren *et al.*, 2001).

Les communautés sont structurées à plusieurs échelles spatiales et temporelles; la capacité plus ou moins limitée des organismes à se disperser sur un territoire n'est pas étrangère à cette situation (Legendre et Legendre, 2012). D'un côté, les communautés plus éloignées géographiquement s'échangent souvent moins d'individus que les communautés plus rapprochées. De ce fait, on observe souvent un déclin de la similarité des communautés en fonction de la distance (Nekola et White, 1999; Soininen *et al.*, 2007; Astorga *et al.*, 2012). Au moins trois mécanismes peuvent expliquer ce phénomène. Premièrement, la similarité des communautés dans leur composition en espèces peut décliner avec la distance géographique parce qu'il y a aussi un déclin de la similarité environnementale des sites en fonction de la distance géographique (Soininen *et al.*, 2007). Deuxièmement, la présence dans le paysage d'obstacles ou de barrières physicochimiques ou biologiques plus ou moins surmontables aux conditions grandement différentes de celles rencontrées par les organismes dans leur habitat pourra freiner, voire empêcher la dispersion d'individus entre des communautés (Chase, 2003; MacDonald, 2003; Limolino *et al.*, 2010). La connectivité entre des sites s'en trouvera réduite, ce qui pourra limiter la dispersion au-delà de la barrière et isoler les communautés (Soininen *et al.*, 2007). Enfin, même dans un milieu ouvert et complètement accessible aux espèces, il pourra y avoir un déclin de la similarité des communautés avec la distance simplement en raison de la capacité limitée des organismes à se disperser (Soininen *et al.*, 2007). D'un autre côté, l'environnement est aussi structuré à plusieurs échelles spatiales et temporelles (Legendre et Legendre, 2012), on observe donc souvent aussi un déclin de la similarité des communautés en fonction de la distance environnementale entre des

communautés, indépendamment de la distance géographique, étant donné le rôle important des conditions environnementales sur la capacité d'une espèce à coloniser ou non un site (Mouquet *et al.*, 2005, Soininen *et al.*, 2007).

La dispersion permet aussi à des communautés d'être organisées à l'échelle régionale en réseaux connectés par leurs échanges d'individus; ces réseaux sont appelés « métacommunautés » (Wilson, 1992; Mouquet et Loreau, 2003; Leibold *et al.*, 2004; Holyoak *et al.*, 2005). Une métacommunauté est définie comme un ensemble de communautés locales qui sont liées par la dispersion d'individus de différentes espèces pouvant potentiellement interagir (Leibold *et al.*, 2004; Holyoak *et al.*, 2005). Pour expliquer la répartition des espèces, le concept de métacommunauté prend en compte les mécanismes agissant à l'échelle locale (mécanismes déterministes de la niche écologique et stochastiques de la dérive écologique) tout en considérant explicitement l'effet de la dispersion des espèces à l'échelle régionale (Vellend, 2010; Logue *et al.*, 2011). Parmi les communautés de la région, on appellera « sources » les communautés pour lesquelles les espèces ont une croissance positive de leurs populations en raison des conditions favorables du milieu. On appellera « puits » les communautés pour lesquelles les espèces ont une croissance négative de leurs populations en raison des conditions qui leur sont défavorables dans le milieu (Holyoak *et al.*, 2005). Une communauté peut être une source pour certaines espèces et un puit pour d'autres. La dispersion d'individus des sources vers les puits permet à des espèces d'être présentes dans des milieux à l'intérieur desquelles elles sont de mauvaise compétitrices car leurs populations sont approvisionnées en individus à partir de milieux de la région dans lesquels elles sont de bonnes compétitrices (Mouquet et Loreau, 2003).

Leibold *et al.* (2004) et Holyoak *et al.* (2005) proposent quatre perspectives non exclusives pour expliquer le fonctionnement des métacommunautés (Fig. 1.4). La « dynamique des parcelles » (traduction libre de *patch dynamic*) suppose l'existence de parcelles identiques réparties comme des îles dans le paysage qui subiront des extinctions d'espèces à la fois en raison de l'exclusion compétitive et des processus stochastiques liés à la dynamique des populations. La dispersion entre les communautés contrebalance ces extinctions car la dispersion à partir des sources fournit des individus pour coloniser les parcelles vides. Selon cette perspective, pour que la coexistence entre espèces soit possible, la dispersion doit être limitée à un taux qui empêche une espèce qui serait dominante d'exclure ses compétiteurs ou ses proies de la région (Leibold *et al.*, 2004, Holyoak *et al.*, 2005). Dans la perspective du « tri des espèces » (traduction libre de *species sorting*), les différentes conditions environnementales des parcelles de la région détermineront si une espèce pourra ou non s'établir dans une parcelle. Dans cette perspective, la dispersion est limitée aux événements de colonisation mais est insuffisante pour permettre à des espèces d'être présentes dans des milieux défavorables. À terme, en supposant que chaque espèce de la région ait eu accès à chaque parcelle, les communautés d'espèces observées seront directement déterminées par les conditions abiotiques des parcelles qui empêcheront ou favoriseront la colonisation des espèces selon leur niche écologique (Leibold *et al.*, 2004, Holyoak *et al.*, 2005). Dans la perspective de « l'effet de masse » (traduction libre de *mass effect*), les espèces présentes en différentes densités entre les parcelles vont se disperser différemment entre les parcelles. Dans cette perspective, les taux de migration entre parcelles sont importants; pour chaque espèce, la migration d'individus s'additionnera significativement aux naissances d'une parcelle alors que l'émigration contribuera à la perte d'individus dans une parcelle. La population d'une espèce présente dans une parcelle dans laquelle cette espèce est une bonne compétitrice peut aussi fournir en individus les parcelles dans laquelle cette espèce est une mauvaise compétitrice, permettant à cette espèce d'être présente dans des sites qui ne lui sont pas favorables (Shmida et Wilson, 1985); toutefois,

l'hétérogénéité des parcelles de la région n'est pas nécessaire pour que l'effet de masse soit possible (Holyoak *et al.*, 2005). Enfin, la perspective des modèles neutres suppose que les espèces sont écologiquement équivalentes et que les communautés formées à l'échelle régionale seront déterminées par les processus liés à la dérive écologique et à la dispersion aléatoire d'individus entre les parcelles; éventuellement, des espèces disparaîtront de la métacommunauté en raison des processus stochastiques liés à la démographie de chaque espèce alors que de nouvelles apparaîtront via la spéciation (Leibold *et al.*, 2004; Holyoak *et al.*, 2005).

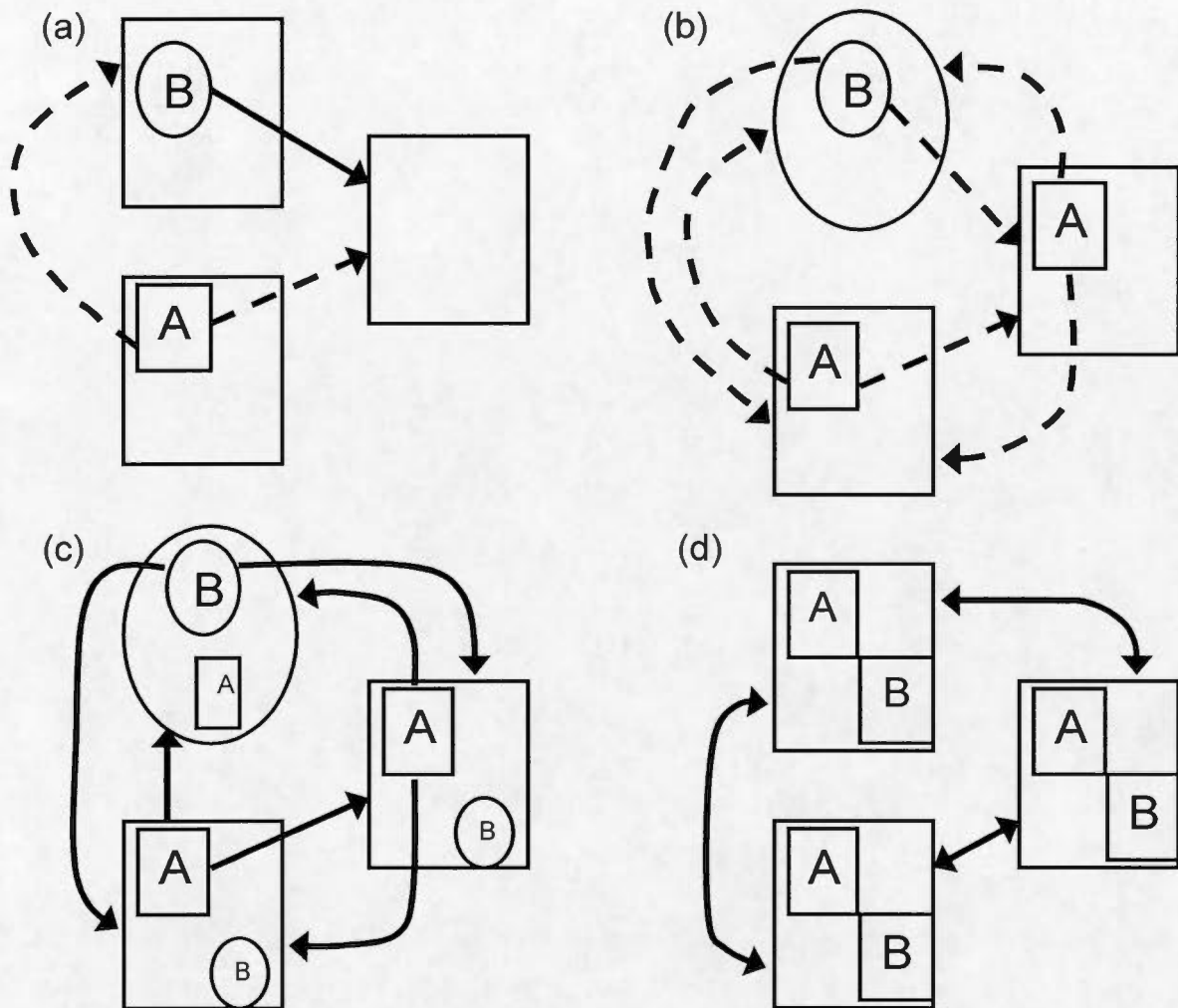


Figure 1.4 Représentation schématique des quatre perspectives présentées par Leibold *et al.* (2004) et Holyoak *et al.* (2005) pour expliquer le fonctionnement des métacommunautés : la dynamique des parcelles (a), le tri des espèces (b), l'effet de masse (c) et les modèles neutres (d). Les schémas présentent la situation dans laquelle deux espèces A et B compétitionnent entre elles pour les ressources du milieu. Les flèches connectent les populations d'où originent les migrants avec les sites potentiels à coloniser, désignés ici par les grands rectangles ou ovales; les formes différentes désignent des milieux aux conditions environnementales différentes. Les flèches solides indiquent une dispersion plus forte que les flèches en tirets; la tête des flèches indique si la dispersion est unidirectionnelle ou bidirectionnelles entre les sites. La forme de la boîte entourant le nom de l'espèce indique que l'espèce est la meilleure compétitrice dans son milieu lorsque la boîte est de la même forme que celle du site. En (a), la dynamique des parcelles est montrée pour un cas où la coexistence des espèces est possible. →

(Suite de la Fig 1.4). Les deux espèces ont développé un compromis entre la capacité à compétitionner et la capacité à se disperser : l'espèce A est la meilleure compétitrice alors que l'espèce B est la meilleure colonisatrice. La parcelle vide pourrait éventuellement être colonisée par l'une des deux espèces. En (b), chaque espèce a une niche écologique différente. Le tri des espèces fait que chaque espèce occupe un site selon les conditions environnementales rencontrées alors que les taux de dispersion sont trop faibles pour permettre aux espèces de coloniser des milieux où elles ne sont pas les meilleures compétitrices. En (c), l'effet de masse permet aux espèces d'être présentes dans les milieux moins favorables en raison des taux de dispersion élevés à partir des sources. En (d), les modèles neutres supposent que les espèces ont des valeurs adaptatives similaires. Dans ce cas, les communautés sont régies par les processus stochastiques liés à la démographie des populations des espèces, par la spéciation et par la dispersion aléatoire d'individus entre les sites. Figure modifiée de Leibold *et al.* (2004).

1.6 La spéciation

La spéciation est la source ultime de biodiversité pour une communauté puisqu'elle correspond à la création de nouvelles espèces (Vellend, 2010). Les espèces peuvent être créées via la sélection naturelle (écologique ou sexuelle) ou la dérive génétique (Lande, 1981; Coyne, 1992; Nosil, 2012). Généralement, l'effet de la spéciation sur les communautés n'est pas considéré dans les études s'intéressant aux interactions entre espèces sur de courtes échelles spatiales ou temporelles puisque le plus important pour ces études est de comprendre comment interagissent certaines espèces possédant certains traits particuliers, peu importe leur origine (Vellend, 2010). Néanmoins, comprendre quels mécanismes (sélection ou dérive génétique) et quel contexte (allopatrie, péripatrie, parapatie ou sympatrie) ont permis à des espèces d'apparaître peut nous aider à mieux comprendre leur dynamique actuelle. Par exemple, il peut y avoir un lien entre spéciation et niche écologique lorsque différentes populations d'une espèce se spécialisent pour occuper des habitats aux conditions environnementales différentes et que l'isolement des populations est suivi d'un isolement reproductif; à l'inverse, la dérive génétique chez des populations

isolées pourra amener la création de nouvelles espèces qui n'ont pas nécessairement de différences écologiques entre elles (Nosil, 2012). En particulier, les études s'intéressant à la dynamique des communautés sur des grandes échelles spatiales et temporelles ou à comparer des communautés entre différentes régions gagneront à obtenir des informations sur la phylogénie des espèces et sur leur biogéographie dans un contexte macroévolutif puisque l'histoire des espèces et de leur colonisation des communautés est souvent importante pour expliquer les patrons que nous observons maintenant (Ricklefs, 2004; Leibold *et al.*, 2010; Vellend, 2010; Gregory-Eaves et Beisner, 2011). Cela permet de comprendre comment les espèces ont été créées, comment elles sont rentrées en contact ou se sont isolées les unes des autres et de mieux comprendre l'importance respective de chaque mécanisme lié à la formation des communautés.

1.7 Distinguer les mécanismes liés à la formation des communautés

Identifier le rôle et l'importance de chaque mécanisme lié à la formation d'une communauté n'est pas une tâche facile car les mécanismes liés à la niche écologique, à la dérive écologique et à la dispersion agissent souvent de concert et peuvent produire des communautés semblables (Vellend, 2010, Logue *et al.*, 2011). À l'heure actuelle, même si la niche écologique joue probablement un rôle important pour structurer les communautés à l'échelle régionale (Cottenie, 2005; Soberón, 2007), peu d'études (revues dans Siepielski et McPeck (2010)) ont réussi à démontrer de façon convaincante que des espèces coexistaient de façon stable en occupant des niches écologiques différentes. L'une des difficultés rencontrées afin d'évaluer de manière complète si des espèces coexistent de façon stable est qu'il faut vérifier si le critère d'invasibilité est respecté (Siepielski et McPeck, 2010). La présence d'un compromis phénotypique pertinent entre les espèces et d'un taux de croissance des populations de

chaque espèce davantage affecté par leur propre densité que par celles de leurs compétiteurs peut venir appuyer l'idée que les espèces coexistent de façon stable car ces caractéristiques sont nécessaires pour que l'invasibilité soit possible. Ultimement, toutefois, il faut vérifier si les espèces ré-atteignent après une baisse de population d'une des espèces les mêmes densités de populations qu'à l'équilibre, ce qui peut être difficile à évaluer chez plusieurs groupes d'espèces pour lesquels les densités de population sont difficiles à manipuler (Siepielski et McPeck, 2010). Encore moins d'études ont réussi à montrer que des communautés étaient formées par la dérive écologique car il faut montrer que des espèces sont écologiquement équivalentes et que le taux de croissance de la population de chaque espèce est déterminé par l'abondance totale des individus dans la communauté (Siepielski *et al.*, 2010). Or, des espèces peuvent être considérées comme étant écologiquement différentes même si elles possèdent des différences écologiques faibles mais significatives entre elles (Chesson, 2000; Mayfield et Levine, 2010), ce qui peut rendre difficile l'étude de l'impact des mécanismes neutres sur les communautés (Smith, 2013).

Les espèces cryptiques semblent être un modèle idéal pour étudier le rôle des mécanismes liés à la dérive écologique et à la dispersion dans la formation des communautés (McPeck et Gomulkiewicz, 2005). En effet, il est supposé que ces espèces souvent difficile, voire impossible, à distinguer morphologiquement ont probablement des valeurs adaptatives proches en raison de leurs phénotypes similaires, ce qui suggère que les communautés d'espèces cryptiques pourraient particulièrement être sujettes à l'influence de la dérive écologique (McPeck et Gomulkiewicz, 2005; Leibold et McPeck, 2006). Parmi les complexes d'espèces cryptiques connus, celui des amphipodes d'eau douce *Hyaella azteca* (Saussure, 1858) présente également l'avantage d'évoluer dans des milieux lenticques, des milieux aux limites bien définies.

1.8 Que sont les espèces cryptiques?

Le terme « espèces cryptiques » désigne deux ou plusieurs espèces qui sont traditionnellement confondues en raison de leurs morphologies similaires mais pour lesquelles des différences génétiques importantes existent et suggèrent leur statut d'espèces distinctes (Sáez et Lozano, 2005; Bickford *et al.*, 2007). L'existence d'espèces aussi semblables morphologiquement est connue depuis longtemps des taxonomistes; Ernst Mayr a même utilisé l'existence des espèces cryptiques en 1942 pour justifier le concept biologique de l'espèce et souligner les inconvénients de définir les espèces selon leur aspect morphologique (Mayr, 1964; Sáez et Lozano, 2005). Le développement des techniques en écologie moléculaire a permis de constater pendant la fin des années 90 et le début des années 2000 qu'il y avait des espèces cryptiques chez des espèces connues depuis longtemps (Beheregaray et Caccone, 2007) et chez des espèces économiquement exploitées (DeSalle *et al.*, 2005); elles sont présentes dans tous les taxons du vivant et dans tous les écosystèmes de la planète (Knowlton, 1993; Bickford *et al.*, 2007; Pfenninger et Schwenk, 2007; Jackson *et al.*, 2014). Les espèces cryptiques peuvent correspondre à des espèces apparentées qui se sont différenciées récemment (auquel cas on pourra les appeler aussi « espèces sœurs », du terme anglais *sibling species*), mais ce n'est pas nécessairement le cas (Bickford *et al.*, 2007).

Il existe plusieurs cas d'espèces cryptiques vivants en sympatrie dans un même milieu (Bickford *et al.*, 2007). Plusieurs mécanismes écologiques et évolutifs (revus par Smith (2013)) favorisent l'émergence et la co-occurrence d'espèces similaires. Toutefois, la recherche des dernières années sur les espèces cryptiques s'est surtout concentrée à chercher des différences phénotypiques et écologiques entre les espèces cryptiques pour tenter de vérifier si elles pouvaient coexister en occupant

des niches écologiques différentes malgré leur grande ressemblance (Ciros-Pérez *et al.*, 2001; Nicholls et Racey, 2006; Cothran *et al.*, 2013). Tel que mentionné précédemment, pour coexister de façon stable, des espèces doivent développer des compromis qui leur permettent de se différencier écologiquement (Chesson, 2000; Silvertown, 2004; Leibold, 1995; Chase et Leibold, 2003); or, ces compromis sont souvent associés à des différences dans le phénotype ou dans les traits d'histoire de vie des espèces qui vont aider les espèces à exploiter différemment les ressources (Schluter et McPhail, 1992; Grant et Grant, 2006). Lorsqu'il est découvert qu'une espèce est en fait un complexe d'espèces cryptiques, il arrive souvent que des différences dans leurs physiologies, leurs comportements, leurs traits d'histoire de vie et/ou des différences subtiles dans leurs morphologies soient découvertes (Knowlton, 1993; Sáez et Lozano, 2005). Souvent, un lien est trouvé entre ces différences phénotypiques plus ou moins subtiles entre espèces cryptiques et leur répartition dans des habitats différents (Hebert *et al.*, 2004; Nicholls et Racey, 2006; Alvarez *et al.*, 2006), suggérant que ces différences sont potentiellement assez importantes pour qu'elles soient liées à l'occupation de niches écologiques différentes par ces espèces. Dans plusieurs cas toutefois, il arrive que même après un examen approfondi, aucune différence importante ne soit trouvée dans les phénotypes des espèces et/ou qu'il y ait beaucoup de chevauchement dans l'écologie des espèces; cette absence apparente de compromis phénotypique et écologique peut suggérer que ces espèces occupent des niches écologiques qui se chevauchent beaucoup, voire qu'elles occupent des niches écologiques similaires (Cothran *et al.*, 2013). Dans ce cas, la coexistence apparente entre des espèces pour lesquelles les niches écologiques semblent se chevaucher beaucoup peut être due au fait que l'exclusion compétitive ou les compromis écologiques entre espèces n'aient pas encore eu le temps de se produire (Chesson, 2000). L'exclusion compétitive peut être un processus long, surtout si les espèces en question ont des valeurs adaptatives très proches. Il est donc possible qu'une communauté étudiée, surtout si elle est d'origine récente, n'ait pas encore atteint le point où les espèces s'excluent mutuellement du milieu ou font des compromis pour

abaisser la compétition interspécifique et se répartir différemment dans des niches écologiques différentes (Smith, 2013). Il est aussi probable que la coexistence de ces espèces soit instable et soit sujette à la dérive écologique. Des espèces cryptiques qui co-occurrent pourraient aussi être maintenues dans un site via la migration d'individus en provenance d'autres sites de la région via une dynamique de source-puits (Leibold et McPeck, 2006).

1.9 Le complexe *Hyaletta azteca*

Les amphipodes du complexe d'espèces *Hyaletta azteca* (Saussure, 1858) sont des crustacés d'eau douce épibenthiques qui sont considérés comme des omnivores-détritivores vivants dans la zone littorale des lacs dans les communautés de macrophytes, sur le sédiment et dans les détritiques organiques (Cooper, 1965; Hargrave, 1970a; Strong, 1972) (Fig. 1.5). Historiquement, les amphipodes du complexe *H. azteca* étaient considérés comme une seule espèce répartie à la grandeur de l'Amérique du Nord, de l'Amérique Centrale et du Nord de l'Amérique du Sud (Bousfield, 1996; Gonzalez et Watling, 2002). Cependant, des études moléculaires récentes utilisant différents marqueurs comme les allozymes et des gènes mitochondriaux et nucléaires (Hogg *et al.*, 1998; Witt et Hebert, 2000; Wellborn et Cothran, 2007; Witt *et al.*, 2006; Vergilino *et al.*, 2012) ainsi que des essais d'hybridation (Wellborn et Bartholf, 2005) ont révélé qu'il s'agissait en fait d'un complexe d'espèces cryptiques constitué d'au moins 95 espèces (Jonathan D.S. Witt, 2012; communication personnelle) qui ont un chevauchement important dans leurs morphologies (Dionne *et al.*, 2011; Smith, 2013). Il existe au moins deux morphotypes qui se distinguent essentiellement par la taille de leur corps à l'âge adulte (Wellborn, 1994; Wellborn *et al.*, 2005). Malgré le fait que la taille des embryons soit similaire, les individus du petit morphotype deviennent matures

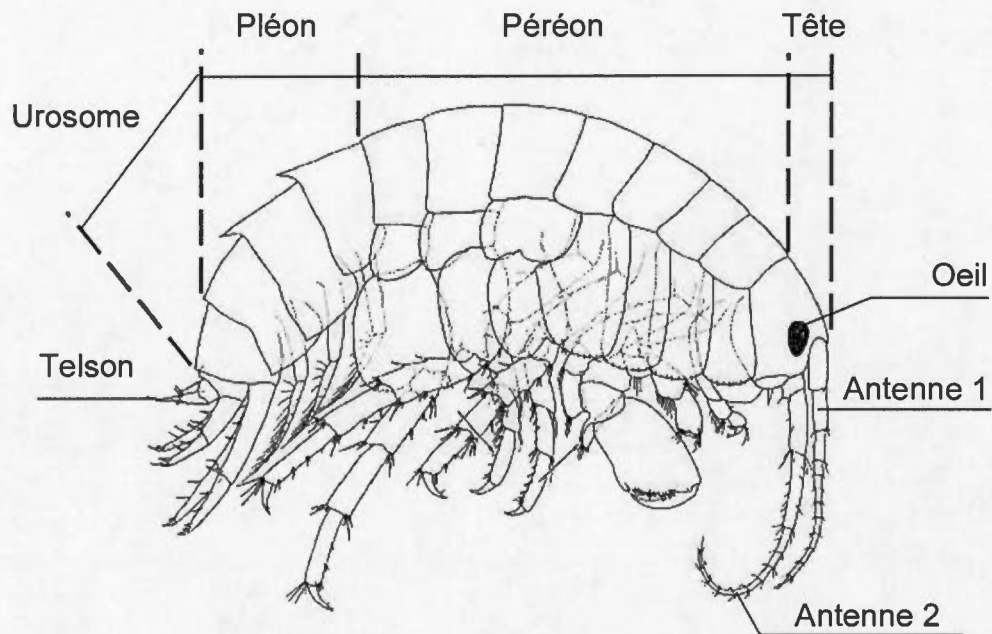


Figure 1.5 Schéma représentant les différentes structures du corps d'un amphipode du complexe *Hyalella azteca*. Figure modifiée de Bousfield (1973).

sexuellement plus jeunes et à une plus petite taille que les individus du grand morphotype; ils ont également des portées deux à trois fois moins nombreuses (Wellborn *et al.*, 2005). Des différences moins prononcées mais significatives existent dans la taille du corps et dans les traits d'histoire de vie entre certaines espèces d'un même morphotype (Wellborn *et al.*, 2005; Wellborn et Cothran, 2007). Le nombre d'épines dorsales (entre zéro et quatre) est aussi variable entre différentes populations de *H. azteca* (Bousfield, 1996), un trait qui pourrait éventuellement être distinctif entre les espèces du complexe (Witt et Hebert, 2000).

1.9.1 Coexistence des espèces du complexe *H. azteca* à l'échelle locale

Plusieurs espèces du complexe sont retrouvées ensemble à l'intérieur d'un même plan d'eau (Witt et Hebert, 2000; Wellborn et Cothran, 2007; Dionne *et al.*, 2011). Une répartition significativement distincte dans leur milieu a été rapportée entre certaines espèces du complexe (Wellborn et Cothran, 2007; Smith, 2013). Cette répartition semble au moins coïncider avec quelques gradients environnementaux, suggérant que des différences marquées de niches écologiques entre les espèces du complexe existent (Wellborn et Cothran, 2007). Wellborn (1994) a constaté que les amphipodes du petit et du grand morphotype se répartissaient différemment dans les plans d'eau selon le principal prédateur présent. Les amphipodes du petit morphotype sont surtout présents lorsque le principal prédateur est un poisson alors que les amphipodes du grand morphotype sont présents lorsque les principaux prédateurs sont des larves d'insectes. Dans leurs milieux respectifs, la taille de ces morphotypes leur permettrait de mieux éviter les prédateurs que les amphipodes de l'autre morphotype (Wellborn, 1994). Les amphipodes d'un même morphotype peuvent également se répartir différemment dans leur milieu selon la distance horizontale par rapport à la berge; des susceptibilités à la prédation différentes malgré leurs morphologies similaires semblent expliquer cette répartition (Wellborn et Cothran, 2007). Selon Wellborn et Cothran (2007), des comportements et des niveaux d'activité et de mouvements différents (plutôt qu'une différence de taille faible mais significative) pourraient expliquer les risques de prédation différents entre les espèces d'un même morphotype. Les espèces du complexe peuvent aussi démontrer des capacités différentes à compétitionner, à la fois entre amphipodes d'un même morphotype (Cothran *et al.*, 2013) et entre amphipodes de morphotypes différents (Wellborn, 2002). Il y aurait un compromis entre la capacité à compétitionner pour les ressources et le risque de prédation entre plusieurs espèces du complexe (Wellborn, 2002; Wellborn et Cothran, 2007; Cothran *et al.*, 2013). Entre

pour les ressources que les amphipodes du petit morphotype; ces derniers voient leur population réduire en abondance et ses individus développer une taille adulte plus petite et une fécondité plus faible en présence des amphipodes du gros morphotype (Wellborn, 2002). Par contre, les amphipodes du gros morphotype sont beaucoup plus susceptibles à la prédation des poissons que les amphipodes du petit morphotype (Wellborn, 1994; Wellborn, 2002). Un tel compromis existerait aussi entre certaines espèces d'un même morphotype, mais un chevauchement important dans la capacité à compétitionner et à éviter les prédateurs existent chez d'autres espèces, particulièrement chez celles qui ont les phénotypes qui se chevauchent le plus (Cothran *et al.*, 2013; Smith, 2013). Une répartition différente des espèces a également été trouvée selon la profondeur échantillonnée dans les communautés de macrophytes; toutefois, cette dernière relation est encore mal comprise (Wellborn et Cothran, 2007), surtout que le partitionnement observé peut varier entre lacs (Smith, 2013). Malgré les différences écologiques rapportées entre certaines espèces du complexe, un chevauchement important de la niche est tout de même observé dans plusieurs cas, surtout chez les espèces qui se ressemblent le plus morphologiquement (Dionne *et al.*, 2011; Smith, 2013).

1.10 Objectifs et hypothèses

L'objectif général de mon projet de recherche doctorale est de déterminer quels mécanismes permettent aux espèces cryptiques d'amphipodes du complexe d'espèces *H. azteca* de co-occurrencer dans la zone littorale des lacs. Pour ce faire, nous nous sommes intéressés à des mécanismes survenant tant à l'échelle locale (niche trophique) que régionale (structure des communautés entre plusieurs lacs à l'échelle régionale) (Fig. 1.6).

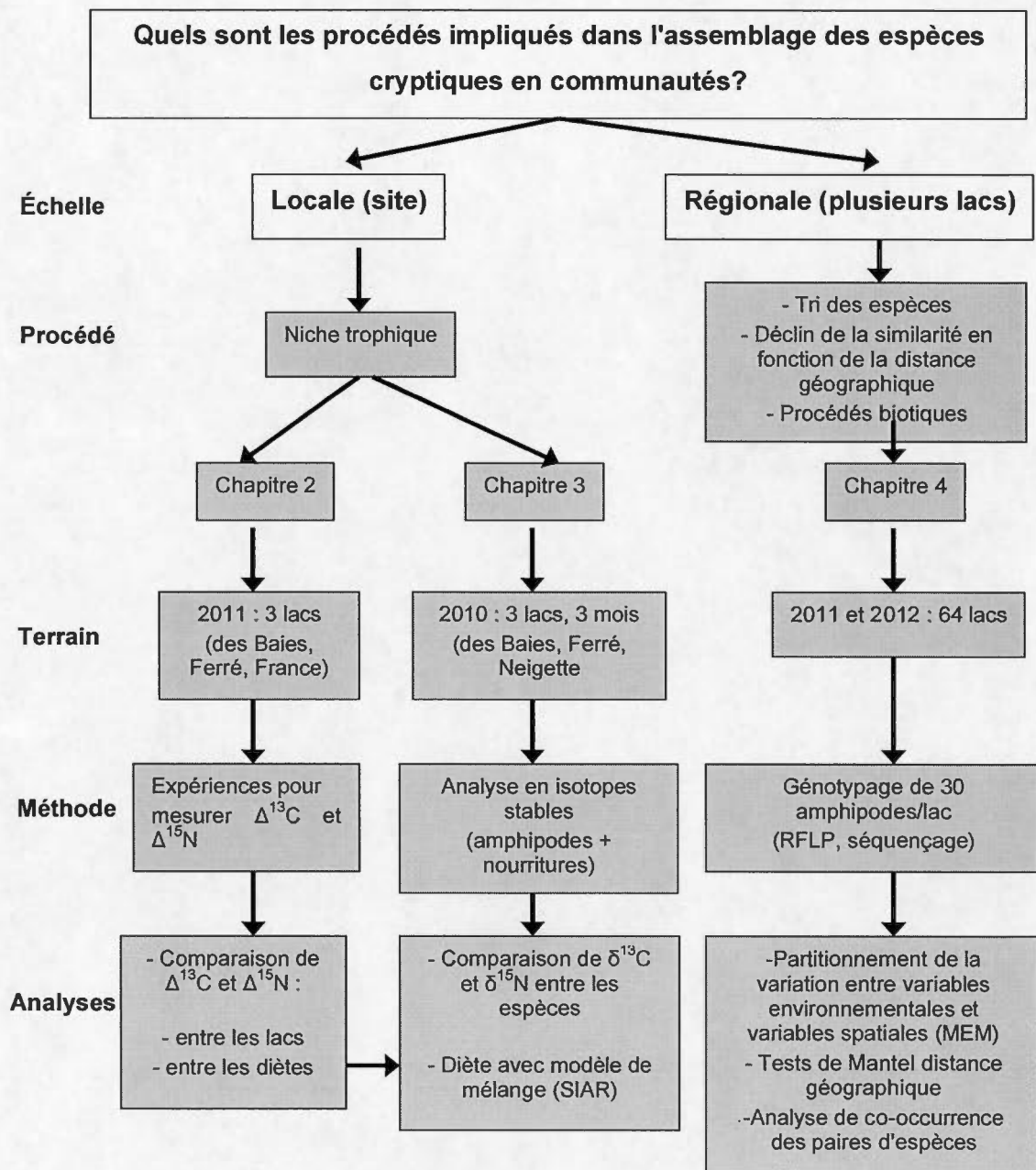


Fig. 1.6 Diagramme schématique résumant la démarche de la présente thèse.

1.10.1 Objectif 1 : Fractionnement isotopique et renouvellement des tissus des amphipodes

La répartition des espèces dans leur milieu n'a pas encore été vérifiée selon la niche trophique des amphipodes. Plusieurs expériences montrent que les amphipodes du complexe peuvent avoir des capacités différentes à compétitionner pour les ressources alimentaires (Wellborn, 2002; Cothran *et al.*, 2013; Smith, 2013) ou des capacités qui se chevauchent (Cothran *et al.*, 2013; Smith, 2013); toutefois, les expériences ont été jusqu'à maintenant effectuées en exposant les amphipodes à un seul type de nourriture par expérience, des algues sous forme de périphyton (Wellborn, 2002; Cothran *et al.*, 2013; Smith, 2013). Les amphipodes ont accès à davantage de sources de nourritures dans la nature et il se pourrait que différentes espèces se spécialisent sur différentes nourritures. La diète des *H. azteca* en général et de chaque espèce en particulier à l'intérieur des lacs est actuellement incertaine et il est supposé que les espèces ont généralement des diètes qui se chevauchent beaucoup (Wellborn, 2002). En laboratoire, il a été montré que les amphipodes du complexe sont capables de se nourrir sur des feuilles de plantes terrestres et des macrophytes en décomposition, sur des algues, sur des hyphomycètes aquatiques et sur des bactéries (Hargrave 1970a, b; Dionne, 2009; Dionne *et al.*, 2014). Ils peuvent également se nourrir à l'occasion sur des invertébrés morts et sur leurs propres excréments enrichis par des communautés microbiennes (Embody, 1911; Hargrave, 1970a; 1976; K. Dionne, observation personnelle); des cas de cannibalismes sont aussi communs (Embody, 1911). En nature, il a été montré que certaines populations de *H. azteca* se sont spécialisées pour se nourrir sur les racines de la berle dressée (*Berula erecta* Coville, 1893), un macrophyte émergent qui produit une toxine que les amphipodes accumulent pour se rendre indigestes pour les poissons (Rowell et Blinn, 2003). En soi, des différences spécifiques dans les diètes des espèces de *H. azteca* retrouvées ensemble dans les mêmes lacs n'ont pas encore été rapportées.

1.10.1.1 Analyses des isotopes stables du carbone et de l'azote

Les analyses en isotopes stables du carbone et de l'azote semblent un moyen prometteur pour étudier la diète des amphipodes du complexe *H. azteca* en nature. Ces analyses sont basées sur le fait que les différents isotopes d'un élément ne réagissent pas à la même vitesse à l'intérieur des réactions biochimiques du métabolisme, ce qui tend à enrichir ou appauvrir en isotopes lourds (selon le cas) les tissus d'un organisme par rapport à sa nourriture (Eggers et Hefin Jones, 2000; Fry, 2006; Michener et Lajtha, 2007). Les rapports en isotopes stables du carbone et de l'azote, habituellement respectivement exprimés sous la notation $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, sont couramment utilisés afin de déduire l'identité et la proportion des différentes sources de nourritures assimilées dans les tissus d'un organisme (DeNiro et Epstein, 1978; DeNiro et Epstein, 1981; Minagawa et Wada, 1984). Si les sources de nourritures ont des rapports en isotopes stables différents entre elles, des modèles de mélange peuvent être utilisés afin de déduire la diète d'un animal en comparant les rapports en isotopes stables de ses propres tissus avec ceux de ses sources de nourritures potentielles (Phillips et Gregg, 2003; Parnell *et al.*, 2010; Layman *et al.*, 2012).

Avant de déduire la diète d'un animal, il faut calculer un facteur de fractionnement qui correspond à la différence de rapports en isotopes stables entre un consommateur et sa nourriture. Le facteur de fractionnement d'un consommateur sur une source de nourriture donnée peut être calculé expérimentalement en comparant les rapports isotopiques d'un animal et de sa nourriture après avoir nourri cet animal sur la source de nourriture pendant une période de temps équivalente au temps requis par les tissus de l'animal pour se renouveler avec les éléments contenus dans la nourriture, c'est-à-dire le temps de renouvellement de ses tissus (Fry et Arnold, 1982; Tieszen *et al.*, 1983; Hobson et Clark, 1992a). Comme les différents facteurs de

fractionnement d'un consommateur pour différentes sources de nourriture sont fastidieux à mesurer expérimentalement, des facteurs de fractionnement fixes tirés de la littérature sont couramment utilisés en tant qu'estimés des facteurs de fractionnement réels. Les facteurs de fractionnement fixes utilisés dans les études varient habituellement entre 0 et 1‰ pour le carbone et entre 3 et 4‰ (habituellement 3.4‰) pour l'azote (DeNiro et Epstein, 1978; Minagawa et Wada, 1984; Peterson et Fry, 1987; Vander Zanden et Rasmussen, 2001; Post, 2002; Yokoyama *et al.*, 2005). Cependant, il est connu que les facteurs de fractionnement varient entre les espèces de consommateurs et les types de nourritures (Hobson et Clark, 1992b; Yokoyama *et al.*, 2005; Spence et Rosenheim, 2005; Caut *et al.*, 2008; Caut *et al.*, 2009), et il est habituellement préférable d'utiliser des facteurs de fractionnement d'un consommateur le plus spécifique possible lorsque l'on étudie les relations trophiques dans un écosystème (Spence et Rosenheim, 2005; Bond et Diamond, 2011). Aucune information n'est actuellement disponible au sujet des facteurs de fractionnement spécifiques des différentes espèces d'amphipodes du complexe *H. azteca*, et comme le fractionnement pourrait varier entre les espèces, il est important de vérifier avant d'étudier la diète en nature des amphipodes si ce pourrait être le cas pour les espèces cryptiques de *Hyaella*.

Le deuxième chapitre de ma thèse est préalable à l'utilisation des isotopes stables pour déterminer la diète des amphipodes dans le chapitre suivant. Il a pour objectifs spécifiques de :

- 1) Comparer le fractionnement isotopique entre des espèces cryptiques du complexe *H. azteca* se nourrissant sur différentes sources de nourritures

Hypothèse 1. Les amphipodes ont des taux de fractionnement des isotopes du carbone et de l'azote différents selon leur espèce cryptique.

Hypothèse 2. Les amphipodes ont des taux de fractionnement différents selon la nourriture sur laquelle ils se nourrissent.

2) Mesurer combien de temps prennent les amphipodes du complexe *H. azteca* pour renouveler leurs tissus avec les éléments contenus dans leur nourriture.

Pour ce faire, nous avons récolté des amphipodes représentant deux espèces provisoires du complexe *H. azteca* dans trois lacs du Bas-Saint-Laurent (Québec, Canada), les avons nourri en laboratoire et avons comparé leurs compositions pour les isotopes stables du carbone et de l'azote. Nous avons effectué deux expériences : la première pour mesurer les facteurs de fractionnement des amphipodes sur différents types de nourriture et la seconde pour estimer le taux de renouvellement des tissus de leurs corps.

1.10.2 Objectif 2 : Diète des espèces cryptiques de *H. azteca* dans les lacs

Dans les lacs, on retrouve principalement les amphipodes du complexe *H. azteca* dans la zone littorale, un habitat hétérogène qui varie à la fois dans le temps et dans l'espace. La zone littorale des lacs offre plusieurs substrats naturels sur lesquels les invertébrés peuvent se nourrir : différents types de sédiments ayant des tailles de grains différentes (argile, silt, sable, gravier, granulés, cailloux, blocs), des substances humiques, différentes espèces de macrophytes immergés et émergents, des feuilles mortes, des arbres morts, etc (Tolonen *et al.*, 2001; Weatherhead et James, 2001). Chacun de ces substrats offre potentiellement des nourritures différentes aux invertébrés. En milieu naturel, la zone littorale des lacs est aussi un écotone qui reçoit

de la matière organique autochtone provenant du lac lui-même et de la matière organique allochtone provenant de la zone riparienne entourant le lac (Schindler et Scheuerell, 2002; Strayer et Findlay, 2010). En été, les entrées de matière organique autochtone proviennent surtout des producteurs primaires de la zone littorale (macrophytes, périphyton croissant sur différents substrats), de la zone pélagique (phytoplankton) et des niveaux trophiques supérieurs (Strayer et Likens, 1986; Vadeboncoeur *et al.*, 2002). En automne, les entrées de matière organique allochtone augmente en raison de la chute des feuilles des arbres (Webster et Benfield, 1986; Oertli, 1993). Les détritivores peuvent consommer les feuilles immédiatement ou plus tard pendant l'année, tout dépendant de l'espèce des feuilles et de leur état de colonisation par les communautés de fungi et de bactéries lors de leur décomposition (Bjelke *et al.*, 2005; Bohman, 2005). Ces changements survenant dans l'habitat des invertébrés dans le temps et dans l'espace offrent l'opportunité à différentes espèces d'occuper différentes niches écologiques basées sur la répartition spatiale et/ou temporelle différente des espèces en fonction des ressources présentes dans la zone littorale. Cette variabilité doit être prise en compte lorsque l'on étudie la niche trophique des espèces d'invertébrés lacustres.

Le troisième chapitre de cette thèse a pour objectif de vérifier si les différentes espèces cryptiques du complexe *H. azteca* se nourrissent dans les lacs sur des diètes différentes. Il a pour objectifs spécifiques de :

- 1) Comparer les rapports en isotopes stables du carbone et de l'azote entre les espèces cryptiques à différentes profondeurs de la zone littorale et à différents mois de l'année.

Hypothèse 1. Les espèces cryptiques ont des rapports en isotopes stables du carbone et de l'azote différents.

Hypothèse 2. Les amphipodes ont des rapports en isotopes stables du carbone et de l'azote différents selon la profondeur.

Hypothèse 3. Les amphipodes ont des rapports en isotopes stables du carbone et de l'azote différents selon le mois de l'année.

2) Reconstruire la diète *in situ* des amphipodes à l'aide d'un modèle de mélange isotopique.

Pour ce faire, nous avons comparé la composition en isotopes stables du carbone et de l'azote d'amphipodes de différentes espèces du complexe entre elles et avec celles de sources de nourritures potentielles retrouvées dans leur habitat. Les amphipodes et leurs sources de nourritures ont été échantillonnés dans trois lacs du Bas-Saint-Laurent à trois dates et à deux profondeurs afin de tenir compte de la variabilité spatiale et temporelle de la zone littorale des lacs.

1.10.3 Objectif 3 : Répartition des espèces cryptiques à l'échelle régionale

À l'heure actuelle, le patron de répartition des différentes espèces du complexe *H. azteca* sur le continent nord-américain est plutôt mal compris (Witt et Hebert, 2000; Wellborn et Broughton, 2008). Dans la région de Sudbury, en Ontario, il est rapporté que des lacs anciennement stériles en raison de leur acidification et de

leur contamination en métaux par les usines environnantes sont graduellement recolonisés par des *Hyaella* d'espèces différentes selon le niveau de pollution des lacs (Babin-Fenske *et al.*, 2012), ce qui suggère au moins un certain contrôle environnementale sur la répartition des espèces cryptiques entre lacs au moins pour ces conditions extrêmes. Toutefois, la manière dont se dispersent les amphipodes entre lacs reste encore incertaine. Les amphipodes du complexe *H. azteca* sont connus comme ayant une capacité de migration à l'échelle régionale relativement faible, surtout lorsque comparée à celle des insectes aquatique qui peuvent voler au stade adulte (Zickovich et Bohonak, 2007; Stutz *et al.*, 2010). À l'intérieur des plans d'eau, les amphipodes ont une faible capacité à lutter contre le courant; de ce fait, ce sont surtout des disperseurs passifs qui se déplacent sur de longues distances en étant portés par les courants (Bilton *et al.*, 2001). Entre plans d'eau, leur capacité à migrer est limitée par l'absence de stade résistant à la dessiccation (Smith, 2001). Toutefois, des indices laissent croire que les *Hyaella* pourraient migrer par le biais d'animaux à fourrure comme les rats musqués et les castors ou à plumes comme les canards (Peck, 1975; Swanson, 1984; Bilton *et al.*, 2001), comme cela semble être fréquent chez plusieurs espèces d'organismes aquatiques (Figuerola et Green, 2002). Lorsque les *Hyaella* réussissent à atteindre un nouveau plan d'eau, ils ont toutefois d'excellentes chances de survie et réussissent relativement souvent à établir une population. Wellborn et Capps (2013) ont montré expérimentalement qu'une seule femelle gravide de *Hyaella* pouvait fonder une population viable dans 62% de leurs habitats expérimentaux; dans 29% des cas, la population atteignait 100 individus à la fin de la saison de reproduction. Cela aiderait à expliquer comment le complexe a réussi à coloniser la grandeur de l'Amérique du Nord tout en ayant des populations très isolées et divergentes entre elles (Wellborn et Capps, 2013). Dans ce contexte, et même si des différences entre espèces pourraient exister, on peut considérer que les *Hyaella* dans leur ensemble sont probablement de mauvais disperseurs mais d'excellents colonisateurs. Si tel est le cas, on peut s'attendre à ce que les lacs plus éloignés aient des communautés davantage différentes dans leurs compositions en

espèces que les lacs plus rapprochés, en particulier si la dispersion se fait via les cours d'eau ou par le biais d'animaux à fourrure dont la dispersion est plus limitée que celle des oiseaux.

Le quatrième chapitre de cette thèse a pour objectif de déterminer l'importance relative des procédés spatiaux, environnementaux et biotiques pour expliquer la composition des communautés d'espèces cryptiques d'amphipodes *H. azteca* dans les lacs à l'échelle régionale. Il a pour objectifs spécifiques de :

- 1) Identifier les espèces cryptiques du complexe *H. azteca* présentes dans les lacs du Bas-Saint-Laurent et de la Gaspésie (Québec, Canada).
- 2) Vérifier la présence de variations morphologiques entre les amphipodes de différentes espèces provenant de différents lacs.
- 3) Partitionner la variation de la composition en espèces des communautés expliquée par les conditions environnementales et par la structure spatiale entre lacs.

Hypothèse 1. En milieux naturels, les conditions environnementales expliquent peu la variation de la composition en espèces des communautés d'amphipodes entre les lacs.

Hypothèse 2. La structure spatiale entre les lacs explique une part importante de la variation de la composition en espèces des communautés d'amphipodes.

Hypothèse 3. Il y a un déclin de la similarité des communautés d'amphipodes en fonction de la distance géographique entre les lacs.

4) Évaluer si des espèces cryptiques sont plus ou moins souvent associées entre elles mais aussi avec des espèces de poissons prédatrices que ce qui est prédit si leur association est aléatoire.

Hypothèse 1. Les espèces cryptiques de *H. azteca* sont associées aléatoirement entre elles dans la zone littorale des lacs.

Hypothèse 2. Les espèces cryptiques de *H. azteca* sont associées aléatoirement avec les espèces de poissons prédatrices dans la zone littorale des lacs.

Pour ce faire, nous avons échantillonné des amphipodes et mesuré des paramètres physicochimiques dans 64 lacs du Bas-Saint-Laurent et de la Gaspésie et avons vérifié le lien entre les conditions environnementales, la structure spatiale entre les lacs et la composition en espèces de ces lacs à l'aide d'une analyse de partitionnement de variation. Le lien entre la distance géographique et la similarité des communautés a été testé à l'aide de tests de Mantel, et le type d'association (positive, négative, aléatoire) des espèces cryptiques entre elles et avec des espèces de poissons prédatrices a été vérifié à l'aide d'une analyse de co-occurrence des paires d'espèces en utilisant le modèle probabiliste de Veech (2013). Cette dernière analyse devait aider à détecter une éventuelle exclusion d'une espèce du milieu par une autre en raison de la compétition interspécifique ou de la prédation.

CHAPITRE II

HIGH DIFFERENCES IN TROPHIC ENRICHMENT FACTORS AMONG FRESHWATER AMPHIPODS FROM THE HYALELLA AZTECA COMPLEX

Kaven Dionne¹, France Dufresne² et Christian Nozais²

Manuscrit soumis à *Hydrobiologia*

¹ Université du Québec à Rimouski, Département de biologie et Centre d'études nordiques, 300 Allée des Ursulines, Rimouski, QC, Canada, G5L 3A1

² Université du Québec à Rimouski, Département de biologie, chimie et géographie, 300 Allée des Ursulines, Rimouski, QC, Canada, G5L 3A1

Contribution des auteurs (initiales)

Mise en place des protocoles expérimentaux : KD

Récolte des données : KD

Analyse des données : KD

Interprétation des résultats : KD, CN

Rédaction du manuscrit : KD

Commentaires et correction du manuscrit : CN, FD

Financement : CN

2.0 Résumé

Les rapports en isotopes stables sont utiles pour étudier les habitudes alimentaires *in situ* des animaux parce qu'ils fournissent des informations sur la diète des animaux sur une longue période de temps. Toutefois, les facteurs d'enrichissement trophique utilisés pour reconstruire la diète des animaux varient parfois substantiellement même entre des espèces fonctionnellement proches; cela n'a jamais été vérifié pour des animaux aussi proches que les amphipodes du complexe d'espèces *Hyaella azteca*. Le but de cette étude était de vérifier si les facteurs d'enrichissement trophique variaient entre des amphipodes d'eau douce du complexe *Hyaella azteca* provenant de différents lacs et d'estimer le taux de renouvellement de leur tissus. Pour ce faire, nous avons comparé la composition isotopique du carbone et de l'azote d'amphipodes de différents lacs lorsqu'ils se nourrissaient sur des sources de nourritures différentes. Nous avons trouvé que les amphipodes avaient des différences significatives dans leurs facteurs d'enrichissement trophique entre les traitements (de l'ordre d'environ 3.0‰ à la fois pour le carbone et l'azote). L'enrichissement du carbone était davantage affecté par le type de nourriture sur lequel se nourrissaient les amphipodes alors que l'enrichissement de l'azote était davantage affecté par le lac d'origine des amphipodes. Nous avons estimé que les amphipodes renouvellent le carbone et l'azote de leurs tissus en environ 25 jours pour le carbone et 34 jours pour l'azote. Notre étude montre que même des animaux aussi apparentés pouvaient avoir des différences substantielles dans leurs facteurs d'enrichissement trophique lorsqu'ils se nourrissent sur une même nourriture. Cela renforce l'idée qu'il est préférable d'utiliser des facteurs d'enrichissement trophique spécifiques lorsque l'on veut reconstruire la diète *in situ* d'organismes.

Mots-clés : Amphipodes d'eau douce, espèces cryptiques, isotopes stables, facteurs de fractionnement, détritiques organiques

2.1 Abstract

Stable isotopes are interesting to study the diet of animals because they provide information on food assimilated over an extended period. However, trophic enrichment factors used to reconstruct diets sometimes vary substantially even among functionally close animals. The goal of this study was to verify if trophic enrichment factors vary among animals as close as freshwater amphipods from the *Hyaletta azteca* species complex and to estimate their isotopic turnover rates. To do so, we compared the carbon and nitrogen isotopic compositions of amphipods from different lakes when feeding on different foods. Amphipods had significant differences in their trophic enrichment factors among treatments (about 3.0‰ for carbon and nitrogen). The trophic enrichment factor on carbon was more affected by food type while nitrogen isotopic difference between consumer and food was more affected by the lake of origin of amphipods. We estimated that amphipods renewed the isotopes of their tissues in 25 days for carbon and 34 days for nitrogen. Our study shows that closely related animals can exhibit substantial differences in their trophic enrichment factors. It strengthens the view that specific carbon and nitrogen trophic enrichment factors should be used whenever possible to reconstruct the *in situ* diets of organisms.

Keywords Freshwater amphipods, cryptic species, stable isotopes, fractionation factors, organic detritus

2.2 Introduction

Stable isotopes ratios, especially from carbon and nitrogen (usually expressed as $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively), are an interesting tool to study the feeding habits of animals in the field because they provide information about the identity and the proportion of the food sources that animals assimilate in their tissues over an extended period (DeNiro and Epstein, 1978; 1981; Post, 2002). Mixing models used to analyze these trophic relationships require the calculation of trophic enrichment factors (TEFs) (also called "trophic shift", "fractionation factors" or "discrimination factors" in the literature) corresponding to the difference between the stable isotope ratios of a consumer and its food source. The TEF of a consumer on a food source can be calculated experimentally by feeding the animal on a given food source for a period of time equal or longer to the time taken by the tissues of the consumer to renew themselves with the elements from the food source (i.e. their turnover rate), and then by comparing the isotopic ratios between the food sources and the animal tissues (Fry and Arnold, 1982; Tieszen *et al.*, 1983; Hobson and Clark, 1992a). As the different TEFs of a consumer feeding on different food sources are tedious to estimate experimentally, fixed TEFs based on literature reviews and meta-analyses are commonly used in trophic studies as estimates of real TEFs. Fixed TEFs used in studies usually range from 0 to 1‰ for carbon and from 3 to 4‰ (usually 3.4‰) for nitrogen (DeNiro and Epstein, 1978; Minagawa and Wada, 1984; Vander Zanden and Rasmussen, 2001; Post, 2002). However, this approach overlooks the substantial variation in TEFs that is reported for many consumers (Hobson and Clark, 1992b; Spence and Rosenheim, 2005; Yokoyama *et al.*, 2005; Caut *et al.*, 2008; 2009). For example, consumers can have different TEFs when feeding on different diets depending on the nutritional content of the food, on its digestibility and on selective assimilation from the consumer when the food is heterogeneous (McCutchan Jr *et al.*, 2003; Vanderklift and Ponsard, 2003; Braun *et al.*, 2013). Consumers from different

species can also have different TEFs when feeding on the same diet; these differences in TEFs are probably linked to physiological differences between species (Vanderklift and Ponsard, 2003). It is often assumed that species that are functionally close should have similar TEFs on their foods; however, differences are even reported among species from the same trophic level (Spence and Rosenheim, 2005).

To our knowledge, TEFs have never been compared among animals apparently functionally as close as freshwater amphipods from the *Hyaletta azteca* species complex. *H. azteca* is a complex of at least 95 provisional species that are very close morphologically but have substantial genetic differences among them (Hogg *et al.*, 1998; Wellborn and Bartholf, 2005; Witt *et al.*, 2006; Jonathan D.S. Witt, 2012, personal communication). Both ecological differences and overlaps are reported among species of the complex (Wellborn and Cothran, 2007; Dionne *et al.*, 2011; Cothran *et al.*, 2013; Smith, 2013). If differences in TEFs were found among such species, it would greatly advocate for the use of TEFs specific to a system whenever possible when studying trophic relationships, even when dealing with animals that are apparently close.

The present study aims to answer the following questions: 1) Do *Hyaletta* amphipods from different lakes have different TEFs? 2) Do they have different TEFs when feeding on different foods? To answer these questions, *Hyaletta* amphipods representing two provisional species of the complex were collected in the field and fed with different types of food in the laboratory. Their carbon and nitrogen stable isotope compositions were then compared with those of their food. To verify if amphipods reached isotopic equilibrium with their food during the time of the

experiment, we also estimated the turnover rate of the tissue of one of these species after a diet switch.

2.3 Material and methods

2.3.1 Collection of animals

Amphipods were collected on the same day in July 2011 in the littoral zone of three lakes located in Eastern Quebec, Canada: Lake des Baies (48°11'13"N, 68°39'14"W), Lake Ferré (48°13'39"N, 68°29'05"W) and Lake France (48°12'01"N, 68°34'59"W). Various physicochemical characteristics were recorded for each lake (Annex A). Water conductivity and pH were measured on-site with a Hydrolab MS5 multiparameter sonde (Hach Hydromet, Loveland, Colorado), dissolved organic carbon (DOC) was measured using the protocol of Whitehead *et al.* (2000) and chlorophyll *a* concentration was measured using the protocol of Welschmeyer (1994). Sediments at depth of 30 cm were kicked over a distance of 10 m to suspend the benthos into the water and a dip net (500 µm mesh size) was swept into the suspended sediments to collect amphipods. Amphipods were kept in lake water until their arrival in the laboratory where they were sorted. Then, amphipods were starved 24 h in containers free of food to empty their guts. Some amphipods were frozen right after starvation to get information on the natural $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ composition of amphipods from the lakes.

Only subadults (< 21 segments on the two pairs of antennae) corresponding to the first born cohort of the year were kept for the experiments (Dionne *et al.*, 2014).

For Lake des Baies, some amphipods were used immediately for the TEFs measurement experiment while other were placed in a tank and fed periphyton for 44 days for the turnover rate measurement experiment. The amphipods collected in Lake des Baies were from species B; in Lake Ferré and Lake France, amphipods were from species C. These provisional species are presented in Dionne *et al.* (2011) and Vergilino *et al.* (2012). Among these lakes, species C can be distinguished morphologically from species B by the lack of spines on its back (see chapter 4 of the present thesis). All amphipods were observed under a dissecting microscope before the experiments to identify their species and their cohort.

2.3.2 Food preparation

Amphipods were fed on one of the three following food items suspected to be in their natural diets: conditioned leaves of white birch (*Betula papyrifera* Marsh) and two types of periphyton, one from Grand Lac Macpès (48°18'38"N, 68°29'36"W) mainly composed of diatoms and green algae and another from Lake Neigette (48°17'22"N, 68°24'49"W) that also contained cyanobacteria (herein called "cyanoperiphyton"). Leaf conditioning (colonization and exploitation processes by microbial communities) is necessary to allow *Hyaella* amphipods to feed on tree leaves (Dionne *et al.*, 2014). Conditioning greatly benefits benthic macroinvertebrates because fungi and bacteria convert indigestible leaf substances into digestible subunits (Bärlocher and Kendrick, 1973; Bärlocher, 1985; Graça, 2001). *Hyaella* amphipods are known to assimilate more efficiently periphyton than conditioned birch leaves (Dionne, 2009).

Leaves of white birch were sampled from a single tree (fresh leaves) and in the water (dead leaves) at Grand Lac Macpès in July 2011. While avoiding the main veins, discs were cut from the fresh leaves with a cork borer (disc size = 1.3 cm) and dried for 24 h at 60 °C. Leaf drying improves the colonization of detritus by microbes by enabling a greater leaching of antifungal compounds contained in the leaves (Bärlocher, 1992). To enable their conditioning, discs of fresh leaves were placed in a bag with a mesh size of 1 mm and incubated in aerated lake water for three weeks at room temperature (about 21 °C) while being in contact with the dead leaves. After incubation, discs were gently sponged up with absorbent paper and dried 24 h at 60 °C. Periphyton and cyanoperiphyton were scraped in July 2011 on submerged rocks, rinsed with distilled water, rid of invertebrates and detritus under a dissecting microscope and dried 48 h at 60 °C. All foods were stored at -20 °C until their use for the experiments.

2.3.3 First experiment: TEFs measurement

For the first experiment focused on measuring the TEFs of amphipods on different foods, amphipods were randomly assigned a food type and placed individually in a well in the experimental containers to feed *ad libitum* for 27 days. Experimental containers consisted of cell culture plates from Greiner Bio-One containing six wells (diameter: 35 mm, depth: 20 mm). Wells were filled with 10 mL of filtered lake water (filtered on nitrocellulose filters (nuclepore = 0.22 µm)) and were distributed randomly in the environmental chamber. The environmental chamber was set at a temperature of 15 °C and had a photoperiod of 12h during the experiment. Twelve amphipods were assigned to each food type. Frozen leaf discs and mass of periphyton and cyanoperiphyton were placed 24 h in their respective

experimental containers to rehydrate before allowing amphipods to feed on them. Every 72 h, amphipods were transferred to a clean container with a new pellet or disc of their assigned food. Each time, feces production of each amphipod was noted to evaluate its performance on its food during the experiment; the presence of molt was also noted. After the experiment, amphipods were transferred for 24 h in clean containers to empty their guts. After this period, the head length of each amphipod was measured as a proxy of body length using an ocular micrometer under a dissecting microscope while they were still alive (see chapter 4 of the present thesis for the results confirming that head length is directly proportional to body length for *H. azteca* amphipods). Each amphipod was preserved individually in a microcentrifuge tube at -80 °C until their preparation for the stable isotope analysis.

To determine the stability of the isotopic values of the foods under experimental conditions, conditioned discs of birch leaves and pellets of periphyton and cyanoperiphyton were incubated in filtered lake water for 96 h, an amount of time equivalent to the 24 h of rehydration and the 72 h amphipods were allowed to feed on each food items during the experiment. After incubation, discs and pellets were re-dried and their $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values were compared with non-soaked foods.

For each treatment, the TEF of amphipods on their diet was calculated for carbon and nitrogen ($\Delta^{13}\text{C}$ and $\Delta^{15}\text{N}$ (‰), respectively) as (Hobson and Clark, 1992b):

$$\Delta X = \delta_a - \delta_d$$

where $\Delta X = \text{TEF}$ for a given stable isotope, δ_a = stable isotope composition of amphipods when at equilibrium with their diet, and δ_d = stable isotope composition of their diet. We use the more general expression " isotopic difference" when the isotopic equilibrium was probably not reached (Cerling *et al.*, 2007a).

2.3.4 Second experiment: Turnover rate measurement

To verify if amphipods could have reached isotopic equilibrium with their food during the time of the first experiment, the turnover rate of the tissue of amphipods from species B from Lake des Baies was estimated in a second experiment after a diet switch. In preparation for this experiment, amphipods were allowed to feed *ad libitum* on periphyton from Grand Lac Macpès for 44 days. This is an amount of time that is often sufficient to allow other invertebrates that have a size similar to *Hyaella* amphipods to equilibrate the isotopic composition of their bodies with the composition of their food (Vander-Zanden *et al.*, 2015). Twenty-four hours before the experiment, amphipods were starved in containers free of food to empty their guts. During the experiment, 50 amphipods were fed on conditioned birch leaves and 50 on periphyton from Grand Lac Macpès as controls in the same conditions described above for the fractionation experiment. Each 72 h, up to five amphipods per treatment (depending on deaths during the experiment) were transferred to clean containers to empty their guts; withdrawal date of each amphipod was assigned randomly before the experiment. These amphipods were then subjected to the same morphological analyses described for the fractionation experiment and were preserved individually in a microcentrifuge tube at -80 °C until their preparation for the stable isotope analysis. Other amphipods were treated as described in the fractionation experiment until their withdrawal date.

Turnover rates of carbon and nitrogen were calculated as a function of days since the diet switch using the reaction progress variable approach (Cerling *et al.*, 2007a; b; Martínez del Rio and Anderson-Sprecher, 2008). First, the number of compartments needed to describe the pattern of isotopic incorporation of the amphipods was determined both for carbon and nitrogen by plotting the logarithm of the reaction progress variable (1-F) against time. The resulting plots are linear after a delay of 9 days for carbon and nitrogen (Annex B). This suggests that a one-compartment model was appropriate to model the isotopic change of the amphipods after the delay (Cerling *et al.*, 2007a; Martínez del Rio and Anderson-Sprecher, 2008):

$$\delta_t = \delta_\infty - (\delta_\infty - \delta_0)e^{-\lambda t}$$

where $\delta_t = \delta^{13}\text{C}$ or $\delta^{15}\text{N}$ (‰) of amphipods at time t after the delay, δ_∞ = the asymptotic value (‰) being approached, δ_0 = the initial isotopic composition of the amphipods at the start of the experiment, λ = the fractional turnover rate constant (day^{-1}) and t = time (days) of the experiment after the delay. Parameters δ_∞ and λ were estimated by fitting the model to the data. Half-life (HL) of amphipods tissues was calculated as Cerling *et al.* (2007a):

$$HL = \frac{\ln(2)}{\lambda}$$

HL refers to the amount of time required for the tissues of a consumer to reach a midpoint between its stable isotope composition after the delay and its stable isotope composition when it is at equilibrium with its new diet. For comparison, we also calculated the HL of invertebrates having a similar body mass than *Hyaletella* amphipods by using the formula provided by Vander-Zanden *et al.* (2015) for invertebrates.

2.3.5 Stable isotope analysis

In preparation for the stable isotopes analyses, all samples were lyophilized 48 h. Mortar and pestle were used to grind conditioned birch leaf discs (5 per sample) and pellets of periphyton and cyanoperiphyton into a fine powder; amphipods were encapsulated whole and individually. Only amphipods that had an important feces production during the experiments, suggesting effective ingestion and assimilation of the food, were analyzed. Powders and amphipods were weighed on an XP6 microbalance (Mettler-Toledo) and were encapsulated in pressed tin capsules (5 × 9 mm, Costech Analytical Technology). Lipid correction techniques were not considered in our analyses since C:N ratio values did not vary greatly among amphipods (Post *et al.*, 2007) (Table 2.1). Stable isotope measurements were performed in Continuous-flow Isotope Ratio Mass Spectrometry (CF-IRMS) using a Deltaplus XP mass spectrometer (ThermoScientific) coupled with an elemental analysis (EA) COSTECH 4010 (Costech Analytical Technology) at the Institut des sciences de la mer de Rimouski (Rimouski, Canada). System control, as well as acquisition and treatment of the data, were carried out using the Isodat 2 software. International standards used for the measurement were Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB) limestone for ^{13}C and atmospheric nitrogen for ^{15}N . Regional standards for in-lab normalization regressions to determine sample δ values were anhydrous caffeine (Sigma Chemical), Mueller Hinton Broth (Becton Dickinson) and *Nannochloropsis*. These homemade standards were calibrated once a year using standards from the National Institute of Standards and Technology (NIST). Analytical error (n=50) on measurement was 0.2‰ and 0.4‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively. Isotope ratios were reported in per mil (‰) using standard delta notation:

$$\delta X = \left[\left(\frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} \right) - 1 \right] \times 1000$$

where X = ^{13}C or ^{15}N , R = $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ or $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ratios; standards = Vienna-Pee Dee Belemnite for carbon or air N_2 for nitrogen, respectively.

Table 2.1 Isotopic compositions (in ‰) and C:N ratios of amphipods from the field and from the fractionation experiment (mean \pm SD, n = 5 for all samples except for amphipods feeding on cyanoperiphyton from Lake France (n = 4) and from Lake Ferré (n = 1)). Values with asterisks are significantly different from values of amphipods from the field.

Lake	Cryptic species	Diet	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	C:N
des Baies	Species B	Field	-23.7 ± 0.4	1.5 ± 0.5	5.1 ± 0.3
		Conditioned birch leaves	-23.7 ± 0.5	1.5 ± 0.5	4.8 ± 0.3
		Periphyton	$-18.8 \pm 1.1 *$	$5.4 \pm 0.4 *$	4.9 ± 0.3
		Cyanoperiphyton	$-25.1 \pm 0.6 *$	$7.4 \pm 1.0 *$	4.9 ± 0.2
Ferré	Species C	Field	-27.0 ± 1.0	5.6 ± 1.4	4.7 ± 0.4
		Conditioned birch leaves	-26.1 ± 0.5	4.4 ± 0.9	4.9 ± 0.5
		Periphyton	$-22.0 \pm 1.1 *$	$7.4 \pm 0.3 *$	4.5 ± 0.3
		Cyanoperiphyton	-26.7	9.0	5.2
France	Species C	Field	-24.9 ± 0.5	0.6 ± 0.8	4.7 ± 0.4
		Conditioned birch leaves	-25.0 ± 0.8	2.0 ± 0.8	4.8 ± 0.2
		Periphyton	$-21.5 \pm 1.1 *$	$4.2 \pm 0.6 *$	4.8 ± 0.1
		Cyanoperiphyton	-23.6 ± 1.0	$4.7 \pm 1.2 *$	4.5 ± 0.2

Statistical analyses were performed with R version 3.1.0 (R Core Team, 2014). To assess if amphipods grew over the course of the TEFs measurement experiment, two-way ANOVAs with the treatment and the lake of origin of the amphipods as factors were used to compare head lengths of amphipods from each lake at the start and at the end of the experiment. Since almost all amphipods from Lake Ferré but one died when they were feeding on cyanoperiphyton, we excluded this treatment for the analyses and made two separate ANOVAs: one ANOVA included Lake Ferré as a level of the lake factor but excluded cyanoperiphyton as a level of the treatment factor and another ANOVA included cyanoperiphyton as a level of treatment but excluded Lake Ferré as a level of lake. Two-way ANOVAs with the period of the experiment and the treatment as factors were also used to compare head lengths of amphipods at the start (0 and 3 days) and at the end of the turnover rate measurement experiment (24 and 27 days).

We used the same type of two-way ANOVAs as described above to verify the effects of food type, lake of origin and their interaction on the TEFs of amphipods for carbon and nitrogen. One-way ANOVAs were used to compare the stable isotope compositions of amphipods from the TEF measurement experiment and of amphipods frozen from the field for each lake. Student's *t* tests were used to verify the effect of soaking on the food during the experiments with the state of the food as factor (pre or post-soaking).

Estimates of δ_{∞} and λ were obtained for the turnover rates of carbon and nitrogen experiment using the *nls* function of R (Gauss-Newton algorithm); for the controls of this experiment, the intercept and the slope of the curves were estimated

using the `lm` function of R. To confirm the change in isotopic composition of amphipods over the course of the experiment, *t* tests were used to compare the initial (first two sampling events) and the final (last two sampling events) isotopic compositions of amphipods fed on conditioned birch leaves and of amphipods fed on periphyton. TEFs or isotopic differences calculated with data from the TEFs measurement experiment and from the turnover rate experiment were compared using Kruskal-Wallis tests.

For each parametric analysis, the normality of the residuals assumption was tested using Shapiro-Wilk's test, and the homogeneity of variances assumption was tested using Levene's test. Tukey's HSD multiple-comparison test was used when significant differences were detected.

2.4 Results

2.4.1 Growth assessment and survivorship

Amphipods grew when feeding on most foods over the course of the TEFs measurement experiment (Table 2.2). The multiple-comparison test after the ANOVA including Lake Ferré but excluding cyanoperiphyton showed that, for each lake, the heads of amphipods were significantly longer at the end than at the start of the experiment for each diet; there was no significant difference in mean head length among lakes (Table 2.3). The multiple-comparison test after the ANOVA including cyanoperiphyton but excluding Lake Ferré showed a similar pattern except that the

head length of amphipods from Lake France feeding on cyanoperiphyton was not significantly different from the head length of amphipods at the start of the experiment (Table 2.3). Amphipods from Lake des Baies survived very well on every diet while amphipods from Lake France and Lake Ferré survived well on all diets except cyanoperiphyton (Table 2.2).

Table 2.2 Head lengths of amphipods at the start and the end of the fractionation experiment and number of survivors, for each treatment.

Lake	Treatment	Head length (mm)	Number of survivors
des Baies	Start of the experiment	0.34 ± 0.06	
	Conditioned birch leaves	0.36 ± 0.04	10
	Periphyton	0.36 ± 0.03	11
	Cyanoperiphyton	0.37 ± 0.03	11
Ferré	Start of the experiment	0.32 ± 0.08	
	Conditioned birch leaves	0.38 ± 0.02	7
	Periphyton	0.35 ± 0.03	7
	Cyanoperiphyton	0.36	1
France	Start of the experiment	0.31 ± 0.04	
	Conditioned birch leaves	0.36 ± 0.03	11
	Periphyton	0.39 ± 0.60	8
	Cyanoperiphyton	0.31 ± 0.02	4

Table 2.3 Two-way ANOVAs to assess if amphipods grew over the course of the fractionation and turnover rate experiments.

Analysis	Effect	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Without cyanoperiphyton	Treatment	2	0.02	5.9	0.006
	Lake of origin	2	0.002	0.6	0.6
	Treatment × lake	4	0.009	1.7	0.2
	Error	36	0.05		
Without Lake Ferré	Treatment	3	0.02	4.1	0.02
	Lake of origin	1	0.0007	0.5	0.5
	Treatment × lake	3	0.009	2.0	0.1
	Error	24	0.04		
Turnover experiment	Moment	1	0.02	7.1	0.01
	Food	1	0.002	0.8	0.4
	Moment × food	1	0.003	1.4	0.3
	Error	20	0.04		

For the turnover rate measurement experiment, amphipods grew significantly over the course of the experiment when feeding on conditioned birch leaves and on periphyton (Table 2.3). Most amphipods had molted at least one time over the course of the experiment, most of them after nine days of incubation. Two-way ANOVA showed that the heads of amphipods were significantly longer at the end of the experiment (0.39 ± 0.05 mm for conditioned birch leaves, 0.43 ± 0.04 mm for periphyton; mean \pm SD) than at the start of the experiment (0.36 ± 0.05 mm and 0.36 ± 0.04 mm for conditioned birch leaves and periphyton, respectively); no significant

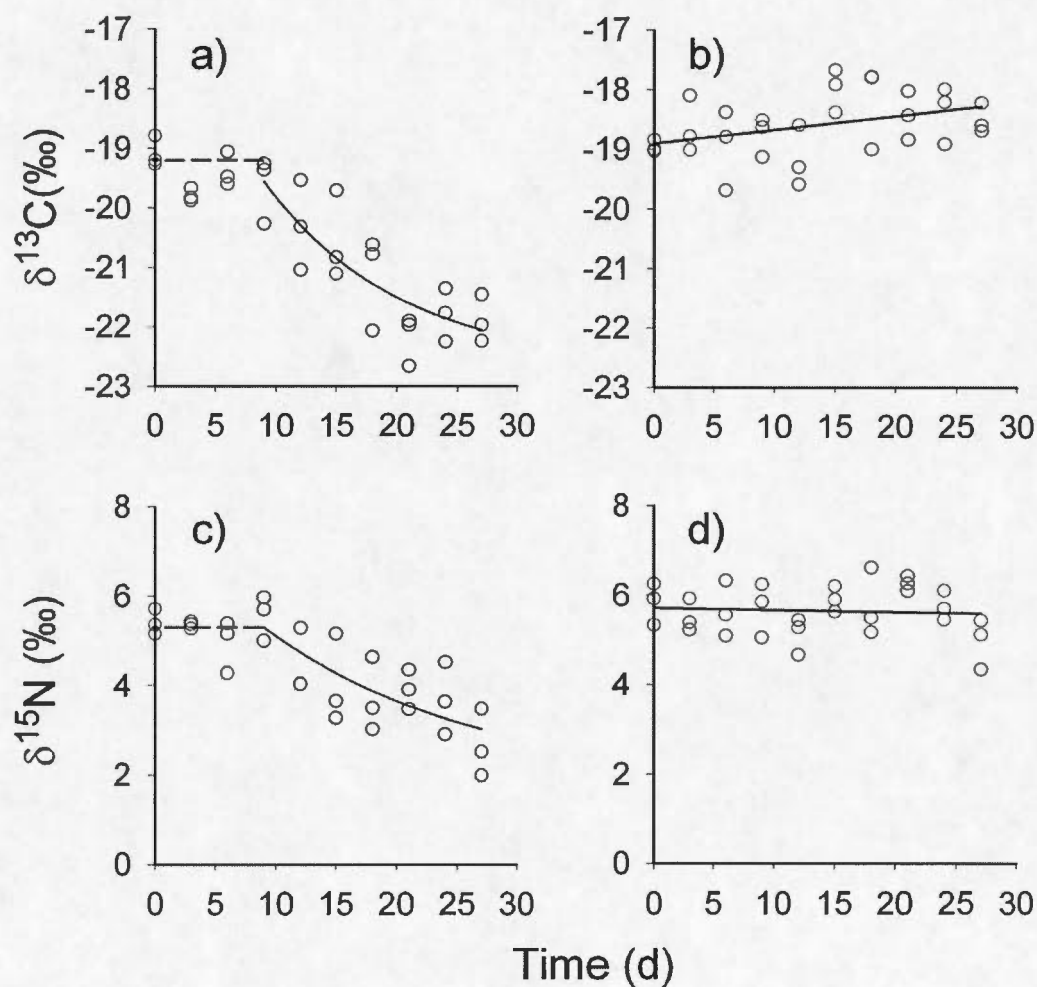
difference in head length was found among amphipods fed on conditioned birch leaves or periphyton (Table 2.3).

2.4.2 Turnover rate experiment

Amphipods from the turnover rate experiment had no significant isotopic differences among treatments at the beginning of the experiment (days 0 and 3) (carbon: Student's t test $t = 0.65$, $df = 1$, $p = 0.5$; nitrogen: Student's t test $t = 1.84$, $df = 1$, $p = 0.2$), but ended up with significant differences at the end (day 24 and 27) (carbon: Student's t test $t = 157.0$, $df = 1$, $p < 0.001$; nitrogen: Student's t test $t = 18.0$, $df = 1$, $p = 0.01$). The δ_{∞} and λ parameters of the turnover rate experiment of amphipods from Lake des Baies were estimated for carbon respectively as -22.7‰ ($SE = 0.3$, t value $= -72.5$, $p < 0.001$) and 0.088 d^{-1} ($SE = 0.030$, t value $= 3.0$, $p = 0.007$) (model: Residual sum of squares $= 6.56$, $df = 19$), and for nitrogen as 1.7‰ ($SE = 0.3$, t value $= 5.0$, $p < 0.001$) and 0.057 d^{-1} ($SE = 0.020$, t value $= 2.9$, $p = 0.009$) (model: Residual sum of squares $= 9.75$, $df = 19$) (Fig. 1). Based on these λ values, half-lives of amphipod tissues were calculated as 7.8 days for carbon and 12.2 days for nitrogen; taking into account the delay of 9 days during which no isotopic change was recorded, this means that *Hyaletella* amphipods from Lake des Baies reach isotopic equilibrium with their food in about 24.6 days for carbon and 33.4 days for nitrogen. This means that amphipods feeding on birch leaves probably barely reached isotopic equilibrium with their diet for carbon but not for nitrogen. Controls had intercepts and slopes estimated for carbon respectively as -18.9‰ ($SE = 0.2$, t value $= -113.2$, $p < 0.001$) and 0.02 ($SE = 0.01$, t value $= 2.2$, $p = 0.04$) (model: $r^2=0.1482$, $F=4.872$, $p= 0.0357$), and for nitrogen as 5.7‰ ($SE = 0.2$, t value $= 30.5$, $p < 0.001$) and -0.005 ($SE = 0.012$, t value $= -0.4$, $p = 0.7$) (model: $r^2=0.005$,

$F=0.1495$, $p=0.7019$) (Fig. 2.1). There was a slight but significant increase in $\delta^{13}\text{C}$ over the course of the experiment in the controls while $\delta^{15}\text{N}$ remained stable throughout all the experiment. Amphipods of the turnover rate experiment had body masses that varied between 0.058 mg and 0.317 mg. According to the formula of Vander-Zanden et al. (2015), invertebrates with similar body masses would have HL varying between 2.7 and 4 days, without difference between the stable isotope. Taking into account the delay of 9 days during which no isotopic change was recorded during our experiment, this means that invertebrates with similar body masses would have renew their tissues in less time than *Hyaella* amphipods in about 14.4 and 17 days.

Figure 2.1 Changes in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in *Hyalella azteca* amphipods (species B) from Lake des Baies (Bas-Saint-Laurent, Quebec, Canada) during the turnover rate experiment, when feeding on conditioned birch leaves (a and c) and on periphyton in the controls (b and d). For a and c, solid line represents best fit nonlinear regression and dashed line represents the delay during which the isotopic composition of amphipods was not yet changing; for b and d, solid line represent least squares regression. *d* Days



2.4.3 TEFs measurement

Soaking significantly changed the isotopic ratios of all food types. It slightly enriched conditioned birch leaves in ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$ ranging from -2.7 to -1.9‰, Student's t test $t = 6.53$, $df = 1$, $p = 0.003$), cyanoperiphyton in ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$ ranging from -24.5 to -24.1‰, Student's t test $t = 3.41$, $df = 1$, $p = 0.03$), periphyton in ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$ ranging from -19.5 to -18.3‰, Student's t test $t = 3.94$, $df = 1$, $p = 0.02$) and slightly decreased periphyton in ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$ varying between 2.0 and 1.5‰, Student's t test $t = -3.27$, $df = 1$, $p = 0.03$). We assumed that post-soaking foods were more representative of the foods assimilated by amphipods and used their isotopic values for our calculations (Table 2.4).

Table 2.4 Carbon and nitrogen composition of foods (mean \pm SD, $n = 3$).

Food	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	%C	%N	C:N
Conditioned birch leaves	-31.8 ± 0.4	-1.9 ± 0.2	46.3 ± 0.4	2.6 ± 0.0	20.7 ± 0.4
Periphyton	-18.3 ± 0.4	1.5 ± 0.1	14.0 ± 0.2	0.9 ± 0.1	18.2 ± 1.0
Cyanoperiphyton	-24.1 ± 0.2	4.3 ± 0.5	24.3 ± 0.0	1.4 ± 0.0	20.3 ± 0.3

For all lakes, comparison of the isotopic compositions of amphipods from the field and from the experiment using one-way ANOVAs showed that amphipods feeding on each diet had isotopic compositions significantly different from each other ($p < 0.001$; see Annex C); multiple-comparison test showed that amphipods from the field were not significantly different from amphipods feeding on conditioned birch leaves, both for carbon and nitrogen isotopes (Table 2.1, see also Annex C). For Lake France, multiple-comparison test showed that the isotopic composition of amphipods feeding on cyanoperiphyton was also not significantly different from the composition of amphipods from the field (Table 2.1, see also Annex C).

The ANOVA including Lake Ferré but excluding cyanoperiphyton showed that food type and lake of origin affected the TEF of amphipods for carbon (Tables 2.5 and 2.6). Multiple-comparison test showed that amphipods had TEFs for carbon significantly larger when feeding on conditioned birch leaves than on periphyton and that amphipods from Lake des Baies had higher values of TEFs for carbon when feeding on conditioned birch leaves and on periphyton than amphipods from Lake Ferré and Lake France (Table 2.5). The ANOVA including cyanoperiphyton but excluding Lake Ferré showed that the effect of the interaction between food type and lake of origin was significant (Tables 2.5 and 2.6). Again, the multiple-comparison test showed that amphipods feeding on conditioned birch leaves had significantly higher TEFs values for carbon than amphipods feeding on other foods (Table 2.5). It also showed that amphipods from Lake France feeding on periphyton had lower TEFs values than amphipods from the same lake feeding on other foods whereas there was no significant difference between TEFs of amphipods from Lake des Baies feeding on periphyton and on cyanoperiphyton, hence the significant interaction (Table 2.5).

Table 2.5 Trophic enrichment factors (TEF) (in ‰) for amphipods from the first experiment (mean \pm SD, $n = 5$ for all samples except for amphipods feeding on cyanoperiphyton from Lake France ($n = 4$) and Lake Ferré ($n = 1$)).

Diet	Lake	$\Delta \delta^{13}\text{C}$	$\Delta \delta^{15}\text{N}$
Conditioned birch leaves	des Baies	8.0 ± 0.5	3.4 ± 0.5^a
	Ferré	5.7 ± 1.1	6.3 ± 0.9^a
	France	6.8 ± 0.8	3.9 ± 0.8^a
Periphyton	des Baies	-0.6 ± 0.5	3.9 ± 0.4
	Ferré	-3.8 ± 1.1	5.9 ± 0.3
	France	-3.2 ± 1.1	2.7 ± 0.6
Cyanoperiphyton	des Baies	-1.2 ± 0.6	3.4 ± 1.0
	Ferré	-2.2	4.5
	France	0.5 ± 0.1	0.4 ± 1.2

^a These values correspond to the isotopic difference for amphipods that were probably not in isotopic equilibrium with their diet for nitrogen.

For nitrogen isotopic differences, both ANOVAs showed that the effect of the interaction between food type and lake of origin was significant (Table 2.5 and 2.6). Multiple-comparison test after the ANOVA including Lake Ferré but excluding cyanoperiphyton showed that amphipods from Lake Ferré had significantly higher isotopic differences values for nitrogen than amphipods from Lake des Baies or amphipods from Lake France for all food types (Table 2.5). Amphipods from Lake France feeding on periphyton had also significantly lower values of isotopic differences for nitrogen than amphipods feeding on other foods except for amphipods

from Lake des Baies feeding on conditioned birch leaves (Table 2.5). Multiple-comparison test after the ANOVA including cyanoperiphyton but excluding Lake Ferré showed that amphipods from Lake France feeding on cyanoperiphyton had significantly lower values of isotopic differences for nitrogen than amphipods feeding on all other foods (Table 2.5).

Table 2.6 Two-way ANOVAs to assess the effect of food type and lake of origin of the amphipods on the fractionation of carbon and nitrogen isotopes.

Isotope	Analysis	Effect	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Carbon	Without cyanoperiphyton	Food type	1	655.8	887.0	<0.0001
		Lake	2	41.0	27.8	<0.0001
		Food × lake	2	2.5	1.7	0.208
		Error	24	17.7		
	Without Lake Ferré	Food type	2	412.5	481.7	<0.0001
		Lake	1	3.7	8.6	0.009
		Food × lake	2	17.5	20.3	<0.0001
		Error	18	7.7		
Nitrogen	Without cyanoperiphyton	Food type	1	1.0	2.7	0.1
		Lake	2	45.7	60.9	<0.0001
		Food × lake	2	3.6	4.8	0.02
		Error	24	9.0		
	Without Lake Ferré	Food type	2	16.9	16.9	<0.0001
		Lake	1	6.4	12.8	0.002
		Food × lake	2	6.9	7.0	0.006
		Error	18	9.0		

For amphipods from Lake des Baies feeding on periphyton during the turnover-rate experiment, TEFs values calculated at the end of the experiment (carbon: -0.3 ± 0.2 ; nitrogen: 3.5 ± 0.6 ; mean \pm SD) were not significantly different from the ones in Table 2.5 calculated after the fractionation experiment (Kruskal-Wallis test $\chi^2 = 1.09$, $df = 1$, $p = 0.3$; nitrogen: Kruskal-Wallis test $\chi^2 = 1.09$, $df = 1$, $p = 0.3$). This means that amphipods feeding on periphyton were in isotopic equilibrium with their diet both for carbon and nitrogen in less than 27 days. However, amphipods feeding on birch leaves had isotopic differences that were significantly different for carbon (9.9 ± 0.4 ; Kruskal-Wallis test $\chi^2 = 5.00$, $df = 1$, $p = 0.02$) but not for nitrogen (4.6 ± 0.8 ; Kruskal-Wallis test $\chi^2 = 2.69$, $df = 1$, $p = 0.1$).

2.5 Discussion

Results of the turnover rate experiment suggest the duration of our experiment (27 days) was sufficient to measure TEFs of amphipods from Lake des Baies most of the time. This is supported by the fact that amphipods fed on conditioned birch leaves approached asymptotically a value of $\delta^{13}\text{C}$ in about 25 days, suggesting isotopic equilibrium with their diet for carbon. This is a much larger turnover time that what was calculated with the formula of Vander-Zanden *et al.* (2015) for invertebrates that have a size similar to *Hyaletella* amphipods (HL varying between 2.7 and 4 days), but less than what is reported by Kaufman *et al.* (2008) for the larger Arctic amphipod *Onisimus litoralis* (HL varying for carbon between 13.9 and 77.0 days for carbon and 22.4 and 115.5 days for nitrogen, depending on treatment). Amphipods that fed on periphyton had also reached isotopic equilibrium in 27 days both for carbon and nitrogen since amphipods from the TEFs measurement experiment and amphipods fed on periphyton during 71 days for the controls of the turnover rate experiment had TEFs for carbon and nitrogen that were not significantly different. However, to reach

isotopic equilibrium for nitrogen, amphipods feeding on conditioned birch leaves would apparently have required at least 33.4 days, or ideally more to allow the isotopic composition of the amphipods to follow a clear asymptote. We assume that amphipods from all lakes had similar turnover rates of their tissues, an assumption that would clearly deserve to be verified in further research.

Food was the most important factor explaining the different TEF values of *Hyalella* amphipods for carbon. Amphipods from all lakes had higher TEF values for carbon when feeding on conditioned birch leaves than on periphyton and on cyanoperiphyton. TEF values for carbon reported in table 2.5 (varying between -3.8 and 8.0‰) are generally far from the 0 to 1‰ values often used by default in mixing models. A high variability in TEFs for carbon was also reported for the marine amphipod *Allorchestes compressa* feeding on various foods (TEF values varying between -10.0 and -1.8‰) (Crawley *et al.*, 2007). However, our values are more variable than most of the values reported for marine amphipods feeding on various foods (varying between -1.5 to 0.0‰ for *Amphitoe valida*, between -1.3 to -0.3‰ for *Parhyale hawaiiensis* in Macko *et al.* (1982) and around 0.0‰ for *Gammarus lawrencianus* in Stephenson *et al.* (1986)) or for another freshwater benthic invertebrate (from -0.6‰ to 1.2‰ for *Chironomus riparius* in Goedkoop *et al.* (2006)).

One explanation for the high TEF values for carbon, especially in the case of conditioned birch leaves, may be that *Hyalella* amphipods assimilate differently the compounds contained in their diet. This is a situation often reported for detritivores because of the low nutritive value, low digestibility and the heterogeneity of detritus (McCutchan Jr *et al.*, 2003; Crawley *et al.*, 2007). A conditioned leaf is a

heterogeneous food that contains compounds indigestible for amphipods like cellulose and lignin in high concentration and microbial compounds and leaf compounds that were converted by microbes into subunits more easily digestible by invertebrates in lower concentrations (Bärlocher, 1985; Graça, 2001). Since fungi are usually more enriched in ^{13}C than leaf litter (Hobbie *et al.*, 1999; 2001), the enriched composition of amphipods in ^{13}C compared to conditioned birch leaves may reflect the selective assimilation of compounds conditioned by fungi. To a lesser extent, selective assimilation could also occur for periphyton and cyanoperiphyton since they are a mix of algae species.

To a lesser degree, amphipods from different lakes also had different TEFs on carbon. Differences in the physiology of amphipods from different lakes may explain their different TEFs. In our case, these difference could be linked to physiological differences among cryptic species. Significant differences in physiology are reported among cryptic species of the *H. azteca* complex (Weston *et al.*, 2013). In the case of the species present in our study, experiments and field studies suggest that *Hyaella* amphipods from species B (like amphipods from Lake des Baies) are better competitors for resources while *Hyaella* amphipods from species C (like amphipods from Lake Ferré and Lake France) are better to avoid fish predators (Wellborn and Cothran, 2007; Cothran *et al.*, 2013; Smith, 2013). Such differences in ecological niches could be linked with differences in physiology, energy and nutritive requirements and hence, in TEFs. For example, *Hyaella* from species B from Lake des Baies could selectively ingest and assimilate different compounds of their food with different isotopic compositions than compounds ingested and assimilated by species C amphipods from Lake Ferré and Lake France. However, such physiological differences could also be the result of adaptations to environmental conditions prevailing in each lake. Since amphipods from different species came also from

different lakes, our experiment did not allow to distinguish the effect of the cryptic species from the effect of local adaptations to the lakes.

The effect of the interaction between food type and the lake of origin was only significant for carbon when including cyanoperiphyton (and excluding Lake Ferré) in the analysis. One possible explanation for this interaction is that amphipods from Lake France performed poorly when feeding on cyanoperiphyton; four out of twelve amphipods survived during all the experiment and did not have significant growths compared to amphipods at the start of the experiment. On the contrary, amphipods from Lake des Baies had similar performances on all foods; eleven out of twelve amphipods survived the experiment when they were fed cyanoperiphyton and there were no differences in growth with amphipods on other diets. Amphipods from Lake Ferré performed worse on cyanoperiphyton as only one amphipod survived during all the experiment. Usually, the cyanobacteria contained in cyanoperiphyton are not well assimilated by *Hyaella* amphipods and are not their preferred food (Hargrave, 1970; Camacho and Thacker, 2006); however, the fact that amphipods from Lake des Baies had similar survivorship among all foods suggest that amphipods from this lake might be better to selectively assimilate compounds in their food, or that amphipods from Lake Ferré and Lake France might be more sensitive to the chemical or morphological defenses of cyanobacteria.

TEFs of amphipods feeding on conditioned birch leaves were significantly higher for carbon during the turnover rate experiment than during the TEFs measurement experiment. One possible explanation could be that TEFs of amphipods could vary with the age of the amphipods. Amphipods used in the TEFs measurement experiment were sub-adults from the first cohort of the year while amphipods from

the turnover rate experiment were young adults from the same cohort. Although it is still not well understood, other studies on other animal species found an effect of age on TEFs (Haubert *et al.*, 2005; Matthews and Mazumder, 2008); these studies suggest that the change of trophic enrichment could be linked to a change in animal physiology with age. In the case of *Hyaella* amphipods, it is also possible that a switch over the importance of growth versus metabolism in the turnover rate of their tissues happens with age. In fast growing ectotherms, growth rate is often more important than metabolic rate to explain the turnover rate of their tissues (Herzka and Holt, 2000; Bosley *et al.*, 2002; Kaufman *et al.*, 2008). *Hyaella* amphipods grow all their life, but their growth rate becomes less important with age (Cooper, 1965). Even if amphipods grew significantly during both experiments, it is possible that the difference in growth rates with age explains the differences between the experiments in the TEFs of amphipods feeding on conditioned birch leaves.

The TEF values for nitrogen reported in table 2.5 (varying between 0.4 and 5.9‰) are usually higher than those reported in other studies for marine amphipods feeding on various foods (varying between -1.0 and 3.0‰ for *Allorchestes compressa* in Crawley *et al.* (2007), between -0.7 and -0.1‰ for *Amphitoe valida*, between 2.2 and 2.7‰ for *Parhyale hawaiiensis* in Macko *et al.* (1982) and between -0.7 and 4.1‰ for Gammaridean amphipods of European brackish and coastal water in Mancinelli (2012)) or for *Chironomus riparius* (varying between 0.7 and 2.7‰ in Goedkoop *et al.* (2006)). In the case of the isotopic differences for nitrogen of amphipods feeding on conditioned birch leaves, the fact that the isotopic equilibrium was not attained restrains our capacity to compare the calculated isotopic difference with TEFs measured in other studies. However, these values can still be compared with the TEFs of the present study.

For nitrogen, the interaction between lake of origin and food type was significant for all analyses. The poor performance of amphipods from Lake France feeding on cyanoperiphyton could explain the significant interaction for the analysis including cyanoperiphyton. However, the analysis including Lake Ferré showed that the relation between the lake of origin and the food of amphipods can be complex because amphipods from Lake des Baies and Lake Ferré had similar isotopic differences among foods while amphipods from Lake France had different isotopic differences among foods. Multiple-comparison test suggests that the lake of origin was the most important factor explaining the different isotopic differences. The effect clearly came from the lake itself rather than the cryptic species because amphipods of species C from Lake Ferré and Lake France had different isotopic differences on all foods; further research will be needed to determine how differences among lakes influence the isotopic differences of nitrogen.

For each isotope, a delay of nine days during which no isotopic change was recorded was observed after the diet switch during the turnover rate measurement experiment. An explanation could be that *Hyaletella* amphipods need an acclimation time to adjust their feeding rates to a new food after a diet switch (Dionne *et al.*, 2014). Amphipods were probably less efficient at the start of the experiment than at the end to ingest and assimilate the nutrients contained in their diet, and needed to change some of their physiological processes to deal accordingly with the new food that was introduced to them. Part of the delay may also be explained by a retention of isotopes of their old diet until their first molt. We recorded that amphipods from the turnover rate experiment had their first molt after nine days, which might have accelerated the isotopic change from there on.

From our results, it is apparent that *Hyalella* amphipods had different turnover rates depending on their diet at least for nitrogen, since amphipods feeding on periphyton were in isotopic equilibrium with their diet in 27 days or less while amphipods feeding on conditioned birch leaves needed more time. As the protein content of a diet can affect the turnover rate of the tissue (Braun *et al.*, 2013), the higher turnover rate of amphipods when feeding on periphyton might be explained by the higher protein content of this food and by the highest accessibility of these proteins to *Hyalella* amphipods compared to the proteins contained in conditioned birch leaves (Dionne, 2009; Dionne *et al.*, 2014).

There was a slight but significant enrichment in $\delta^{13}\text{C}$ over the course of the experiment for amphipods feeding on periphyton during the turnover rate experiment. It is possible this slight enrichment in $\delta^{13}\text{C}$ reflects that amphipods had slightly different feeding habits during acclimation and during the experiment. During the acclimation period before the turnover rate experiment, many amphipods from Lake des Baies were kept together in a tank and they were fed large chunks of periphyton from the same batch used for the experiments. These large chunks of periphyton may have enabled amphipods to better select the elements they preferred in this food than the smaller chunks of periphyton they were offered during the experiment. This is suggested by the fact that measurements at the start of the experiment are less variable for carbon than latter measurements. Such a phenomenon would likely affect more $\delta^{13}\text{C}$ than $\delta^{15}\text{N}$ measures because $\delta^{13}\text{C}$ usually reflects more the food source of an animal than $\delta^{15}\text{N}$ (Rounick and Winterbourn, 1986; Peterson and Fry, 1987). This is why we consider that the slight increase in $\delta^{13}\text{C}$ is negligible in the interpretation of the results of this experiment.

2.6 Conclusion

To our best knowledge, our study is the first report of TEFs and turnover rates for freshwater amphipods. *Hyaella* amphipods had different TEFs or isotopic differences depending on their food and lake of origin both for carbon and nitrogen stable isotopes. Further research will be needed to disentangle the effects of the cryptic species and the lake of origin, but it is already clear that the lake itself has an impact on the isotopic fractionation of nitrogen. This study also showed that amphipods can have different TEFs when feeding on different foods, an observation probably associated with selective assimilation of different compounds of their food.

Even though our study could not disentangle the effects of the lake of origin and of the cryptic species, it is the first study to show that animals as closely related (from the same or different cryptic species) from different systems could have TEFs for carbon and TEFs/or isotopic differences for nitrogen that are such different when feeding on the same food; the difference was as high as 3.2‰ for carbon for amphipods feeding on periphyton and 3.0‰ for nitrogen for amphipods feeding on conditioned birch leaves and cyanoperiphyton. Our results suggest that using fixed TEFs in mixing models to reconstruct the diet of animals from different systems could result in important bias, even in the case of animals from the same cryptic species. Using non-specific TEFs can have important consequences when reconstructing diet of animals from the field, especially when the values that are used do not reflect the real TEFs of animals on their foods (Spence and Rosenheim, 2005; Bond and Diamond, 2011). Results from the present study strengthen the view that it is preferable, perhaps especially in the case of detritivores, to use TEFs specific to the species of a particular system when working with stable isotopes to reconstruct diet of organisms in the field.

2.7 Acknowledgements

We thank F. St-Pierre for his help during fieldwork and experiments, R. Vergilino for fruitful discussions, M. Babin and C. Renault for stable isotope analyses and M. Simard for DOC measurements. We thank the Réserve faunique Duchénier for access to the Lake France and Lake des Baies. We thank B. Beisner, M. Leibold and G. Winkler for their comments that improved the present text. This work was supported by a grant to CN and a scholarship to KD from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada and by a scholarship to KD from EnviroNord. This study is a contribution to the research programs of the Centre d'études nordiques and the Centre sur la science de la biodiversité du Québec. The experiments described herein comply with the current laws of Canada.

CHAPITRE III

DO CRYPTIC SPECIES HAVE DIFFERENT DIETS IN LAKES?

Kaven Dionne¹, France Dufresne² et Christian Nozais²

Manuscrit à soumettre à *Ecology*

¹ Université du Québec à Rimouski, Département de biologie et Centre d'études nordiques, 300 Allée des Ursulines, Rimouski, QC, Canada, G5L 3A1

² Université du Québec à Rimouski, Département de biologie, chimie et géographie, 300 Allée des Ursulines, Rimouski, QC, Canada, G5L 3A1

Contribution des auteurs (initiales)

Récolte des données : KD, CN

Analyse des données : KD

Interprétation des résultats : KD, CN

Rédaction du manuscrit : KD

Commentaires et correction du manuscrit : CN, FD

Financement : CN, FD

3.0 Résumé

Les espèces qui sont morphologiquement similaires sont souvent considérées comme écologiquement équivalentes car les différences de niches écologiques sont habituellement associées à des différences phénotypiques. Dans le cas des amphipodes d'eau douce du complexe d'espèces cryptiques *Hyaella azteca*, des différences et des chevauchements écologiques sont rapportés entre les espèces du complexe qui co-occurrent dans les lacs. Certaines espèces ont des capacités à compétitionner et des risques de prédation différents alors que d'autres ont des chevauchements importants pour ces aspects de leur niche écologique. Comme les lacs sont des milieux hétérogènes qui varient dans le temps et dans l'espace, il est possible que les espèces minimisent la compétition interspécifique en occupant différentes niches trophiques. Le but de cette étude était de vérifier si les différentes espèces d'amphipodes du complexe *H. azteca* se nourrissent sur des sources de nourritures différentes dans les lacs. Pour ce faire, nous avons comparé les rapports en isotopes stables ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) de différentes espèces d'amphipodes entre elles et avec des sources de nourritures potentielles en utilisant des modèles de mélange isotopiques. Afin de tenir compte de la variabilité spatio-temporelle des lacs, les amphipodes ont été échantillonnés dans trois lacs boréaux à trois sites, deux profondeurs et trois dates de la saison sans glace. Nos résultats montrent que les amphipodes de différentes espèces du complexe *H. azteca* avaient des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ et des utilisations de leur habitat qui parfois se chevauchaient et d'autres fois se distinguaient. Comme des différences étaient souvent observées pour des amphipodes d'une même espèce échantillonnés à différentes profondeurs, cela suggère que les amphipodes *H. azteca* se nourrissent probablement à priori sur les sources de nourritures qui sont disponibles au site où ils sont plutôt que de se répartir à l'intérieur des lacs en fonction d'une source de nourriture particulière. Donc, la plupart du temps, la compétition pour les ressources alimentaires n'est probablement pas importante pour expliquer la distribution des amphipodes à l'intérieur des lacs.

Mots-clés : *Hyaella azteca*, isotopes stables, niche trophique, détritus de feuilles, périphyton

3.1 Abstract

Species that are morphologically similar are often assumed to be ecologically equivalent. In the case of freshwater amphipods from the *Hyaletta azteca* cryptic species complex, both ecological differences and overlaps are reported among species that co-occur in lakes. Some species have different competitive abilities and predation risks while other highly overlap in those aspects of their ecological niche. Since lakes are heterogeneous habitats that vary in space and time, it is possible that species minimize interspecific competition by occupying different trophic niches. The aim of this study was to assess if *H. azteca* amphipods from different species feed on different diets in the field. To do so, we compared the stable isotopes ratios ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of amphipods from different species among themselves, and with their potential food sources using mixing models. To account for spatio-temporal variability, amphipods were sampled in three boreal lakes at three sites, two depths and at three dates during the open-water season. Our results show that *H. azteca* amphipods from different species sometimes had $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values and habitat uses that greatly overlapped and other times differed. Since differences were often observed for amphipods of the same species sampled at different depths, this suggests that *H. azteca* amphipods could mainly feed on resources that are available at the site where they occur rather than distribute within a lake depending on the presence of a specific resource. Most of the time, competition for resources is probably not an important process explaining amphipods distribution within lakes.

Keywords: *Hyaletta azteca*, stable isotopes, trophic niche, leaf detritus, periphyton

3.2 Introduction

If a resource is limiting the population density of many species, it is expected that the best species to exploit the resource would eventually proliferate and competitively exclude other species from its habitat (Gause, 1934; Hardin, 1960). Species can coexist if their habitat is heterogeneous and they have different environment or resource requirements allowing them to occupy different microsites (Leibold, 1998; Chesson, 2000). If they have overlapping requirements, they can still coexist if they have different impacts on the resources they consume or if predators consume them differently (Leibold, 1996; Leibold, 1998). Coexistence is stable when species develop stabilizing ecological differences among them, i.e. when they have differences in their ecological niches sufficiently important to make the impact of interspecific competition less important for the population of each species than intraspecific competition (Chesson, 2000; Leibold and McPeck, 2006). Such ecological differences correspond to trade-offs enabling a species to perform better than other species on some axes of their ecological niche but necessarily worse under others (Chesson, 2000). Usually, these trade-offs are associated with differences in phenotypes or in life history traits that help species to specialize on different axes of their ecological niches (Schluter and McPhail, 1992; Grant and Grant, 2006).

Many species that are morphologically similar are found living in communities (Bickford *et al.*, 2007). These species, called cryptic species, are so morphologically similar that they were historically or are presently often designated under the same species name; however, high genetic differences among them suggest their distinct species status (Sáez and Lozano, 2005; Bickford *et al.*, 2007). At first, it is not evident that such species exhibit enough phenotypic differences among them to allow their stable coexistence via differences in their ecological niches (Zhang *et al.*,

2004; McPeck and Gomulkiewicz, 2005; Wellborn and Cothran, 2007). In some cases, it is found after further examinations that cryptic species exhibit subtle differences in their morphologies or differences in other aspects of their phenotype (physiology and behaviour) (Knowlton, 1993; Sáez and Lozano, 2005). Sometimes, these phenotypic differences can be linked with ecological differences important enough to suggest that the species could have different ecological niches (Hebert *et al.*, 2004; Nicholls and Racey, 2006; Alvarez *et al.*, 2006). In other cases, however, the lack of any known phenotypic and ecological differences suggests that these species might occupy ecological niches that highly overlap. It is suggested that mechanisms linked to ecological drift might be especially important in the dynamic of cryptic species communities (McPeck and Gomulkiewicz, 2005).

Traditionally, freshwater amphipods from the *Hyaletta azteca* (Saussure) complex were considered on a morphological basis as one species occurring in lakes and other lentic habitats all over North America, Central America and northern South America (Bousfield, 1996; Gonzalez and Watling, 2002). However, recent genetic studies using different molecular markers (Hogg *et al.*, 1998; Witt and Hebert, 2000; Witt *et al.*, 2006; Wellborn and Broughton, 2008; Vergilino *et al.*, 2012) and interbreeding trials (Wellborn *et al.*, 2005) revealed that they are in fact a cryptic species complex composed of at least 95 provisional species (Jonathan D.S. Witt (2012), personal communication). The complex comprises many ecomorphs (i.e. different adult body sizes, number of dorsal spines of amphipods varying from zero to four) that have an important overlap in their morphologies (Witt and Hebert, 2000; Wellborn and Broughton, 2008). Many of the species are found living in sympatry despite the high overlap in their morphologies (Wellborn and Cothran, 2007; Dionne *et al.*, 2011). One possible mechanism that has been suggested to explain the coexistence of such similar species is the existence of a trade-off between their

competitive ability to exploit resources and their evading ability from predators (Wellborn and Cothran, 2007). Indeed, it has been found that species of a same ecomorph can have different predation risks from fish in lakes and that species can have different competitive abilities when feeding on the same food source (Cothran *et al.*, 2013; Smith, 2013); however, high overlap in the habitat use of some species of the complex is also reported, suggesting an overlap in at least some aspects of their ecological niches (Dionne *et al.*, 2011; Smith, 2013).

H. azteca amphipods are mainly found in the littoral zone of lakes, a heterogeneous habitat that varies on spatial and temporal scales (Wetzel, 2001). The littoral zone offers many natural substrates that invertebrates can inhabit: different types of sediments varying in grain size (clay, silt, sand, pebbles, cobbles, boulders), humic substances, different species of macrophytes, dead leaves, dead trees, etc. Each substrate offers different types of foods to invertebrates (Tolonen *et al.*, 2001; Weatherhead and James, 2001). The littoral zone of lakes is also an ecotone that receives organic matter inputs both from the lake itself (autochthonous) and from the riparian zone (allochthonous) (Schindler and Scheuerell, 2002; Strayer and Findlay, 2010). In summer, autochthonous inputs are mainly derived from the primary producers of the littoral zone (macrophytes, periphyton growing on different substrates), from primary producers of the pelagic zone (phytoplankton) and from the higher trophic levels consumers (Strayer and Likens, 1986; Vadeboncoeur *et al.*, 2002); in autumn, allochthonous inputs increase because of the decay of dead leaves from trees (Webster and Benfield, 1986; Oertli, 1993). This variation of habitat in space and time offers an opportunity for different species to occupy different ecological niches in lakes based on spatial or temporal segregation and must be taken into account when studying the trophic niche of a species.

The role of resources utilization in the distribution of sympatric species of *H. azteca* amphipods remains to be explored. Amphipods could occupy different feeding niches depending on the interaction between their nutritive requirements and competition for resources, as reported for other cryptic species complex (Owen et al. 2011; Siemers et al. 2011) or non-cryptic species of the *Hyaella* genus (da Silva Castiglioni and Bond Buckup, 2008). *H. azteca* species more vulnerable to predation could also feed primarily on foods that offer them a refuge against predators (Dionne, 2009), as it is the case for other amphipod species (Duffy and Hay, 1991). The diet of *Hyaella* cryptic species in the field is not currently well known. As a whole, amphipods of the *H. azteca* complex are considered as omnivores living in macrophytes communities, on sediments and on organic debris (Cooper, 1965; Hargrave, 1970a; Strong, 1972). In the laboratory, *H. azteca* amphipods are able to feed on decayed leaves and macrophytes, on algae, aquatic hyphomycetes, bacteria, cyanobacteria, periphyton (a community of microalgae, bacteria and fungi) and on biofilm growing on different substrates (sediments, rocks, macrophytes), and even sometimes on conspecifics, other dead invertebrates and on their own feces (Embry, 1911; Hargrave, 1970a, b; 1976; Dionne, 2009). Although some populations are known to have specialized their diet on a chemically defended macrophyte to deter predators (Rowell and Blinn, 2003), differences in the feeding habits of coexisting species of the complex are still to be reported.

The aim of this study was to assess if amphipods of the *H. azteca* cryptic species complex feed on different diets in the field. To do so, we compared the carbon and nitrogen stable isotopes ratios (expressed as $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively) of amphipods from different species of the complex among them and with potential foods from their habitat. Amphipods and foods were sampled at two water depths and at three dates of the year to account for the spatial and temporal variability of the

littoral zone. We tested the hypothesis that different species of the complex feed on different foods in the littoral zone of lakes; if this is the case, different species should have significantly different stable isotopes ratios. Then, we explored spatial and temporal variations in the diet of these species using mixing models.

3.3 Material and methods

3.3.1 Sampling

Amphipods and their potential food sources were collected at three dates (June, August and October) during the open-water season of 2010 in the littoral zone of three lakes located in Bas-Saint-Laurent, Quebec, Canada: Lake des Baies, Lake Ferré and Lake Neigette (Table 3.1). Lake des Baies is an oligotrophic lake of 6.1 km² that harbours many bays more or less isolated from each other (Dionne *et al.*, 2011); there is no developed macrophytes community in this lake during all the open-water season except in one bay (Table 3.1). Lake Ferré (lake area = 1.1 km²) and Lake Neigette (lake area = 0.7 km²) are oligo-mesotrophic and mesotrophic lakes, respectively (Normand, 2009). All these lakes have well-developed macrophytes communities (mainly characeae) in the deepest part of the littoral zone from June to early September; macrophytes communities begin to decline at the end of September (Table 3.1). Each time, the same three sites (sites 1, 2 and 3) distributed around each lake were sampled, each at a "shallow" (about 30 cm) and a "deep" (between 100 and 200 cm, depending of the structure of the site) water depth. For each site, temperature, pH and water conductivity were measured above the undisturbed sediments using a Hydrolab MS5 multiparameter sonde (Hach Hydromet); water

samples (1L) were taken to measure dissolved organic carbon (DOC) concentration using the protocol of Whitehead *et al.* (2000) and chlorophyll *a* concentration using the protocol of Welschmeyer (1994). Water transparency was estimated at the deepest part of each lake using a Secchi disk (Annex D).

Table 3.1 Coordinates and site characteristics of lakes sampled in 2010.

Lake	Lake area (km ²)	Site	Latitude	Longitude	Depth (m)	Distance from shore (m)	Substrate
des Baies	6.1	1	48°11'13"N	68°39'14"W	0.3	0.3	Sand with organic detritus
		2	48°09'57"N	68°40'38"W	2.0	5.0	Sand with organic detritus
		3	48°09'19"N	68°40'05"W	0.3	0.3	Sand with organic detritus
Ferré	1.2				1.0	10.0	Sand with organic detritus
					0.3	0.3	Silt with organic detritus
					1.5	20.0	Silt with macrophytes
		1	48°13'39"N	68°26'06"W	0.3	0.3	Sand with organic detritus
					1.0	20.0	Sand with macrophytes
		2	48°13'37"N	68°26'18"W	0.3	0.3	Sand with organic detritus
Neigette	0.7				1.0	5.0	Sand with macrophytes
					0.3	0.3	Sand with macrophytes
					1.0	15.0	Sand with macrophytes
		1	48°17'45"N	68°24'04"W	0.3	0.3	Sand with organic detritus
					1.5	5.0	Sand with macrophytes
		2	48°17'39"N	68°23'56"W	0.3	0.3	Sand with macrophytes
					1.0	10.0	Rock with epilithon
		3	48°17'44"N	68°24'04"W	0.3	0.3	Silt with organic detritus
					1.0	10.0	Silt with macrophytes

Terrestrial leaf detritus, macrophytes, periphyton (epilithon, epixylon and epiphyton) and surface sediment organic matter (SOM, which consists mainly of a mix of debris of organic detritus and microalgae) were sampled at each site when present as potential food sources for amphipods. Leaf detritus and macrophytes were hand collected and preserved in plastic bags. Epilithon and epixylon were scraped from rocks and woody debris respectively and placed in scintillation vials. Epiphyton was collected by rinsing macrophytes with distilled water in the laboratory. SOM was collected by scraping the first centimeter of sediment in the lake with a scintillation vial. When present, gastropods feeding on epilithon were also sampled to compare the stable isotope composition of these specialist feeders with the composition of amphipods; we assumed that if amphipods had isotopic compositions close to those of gastropods, it could suggest that amphipods were also feeding on epilithon. To estimate the isotopic composition of the primary producers from the pelagic zone of the lakes (Matthews and Mazumder, 2003), *Daphnia* samples were collected in the pelagic zone in front of each of the three sites of each lake by towing a plankton net (mouth opening 20 cm diameter, mesh size = 53 μm) behind a motorboat at minimum speed for 5 to 10 minutes. When present, *Daphnia* were preserved in plastic bags containing water. All potential foods and *Daphnia* samples were preserved at -20°C in a freezer until their preparation for the stable isotope analyses. We assumed that if amphipods had isotopic compositions close to the isotopic compositions of *Daphnia*, it could suggest that amphipods were feeding on primary producers from the pelagic zone of the lake. Depending on water depth, amphipods were collected by suspending the benthos into the water with the feet or with a paddle and by sweeping a dip net (500 μm mesh size) into the suspended sediments. Amphipods and gastropods were kept alive in an icebox containing lake water until their arrival in the laboratory where they were sorted. Analyses on amphipods were only performed on adult individuals (> 21 segments on the two pairs of antennae). Amphipods and gastropods were starved 24h to empty their guts. Amphipods were kept individually at -80°C in a

freezer until the molecular and stable isotope analyses. Gastropods were kept individually at -20°C until the stable isotope analyses.

3.3.2 Amphipod species identification

Each amphipod was first identified to species under a dissecting microscope using the morphological traits described in Bousfield (1958, 1973). Morphological identifications allowed the distinction between amphipods from the *H. azteca* complex and *Gammarus lacustris* amphipods, which were sometime found living together. Molecular analyses using the COI mitochondrial gene were used to identify *H. azteca* amphipods to the cryptic species of their complex. Only the tip of the urosome of each amphipod was used for the molecular analyses. The protocol described in Dionne *et al.* (2011) was followed for the total DNA extraction and for the amplification of a fragment of the COI gene using the LCO1490 and HCO2198 primers (Folmer *et al.*, 1994). A regional-scale study using the COI gene found that four provisional species of the complex occur in the lakes of the present study (COI nucleotide divergences ranging from 19.2 to 24.5%) (chapter 4 of the present thesis). These species have the provisional names species A, B, C and D (Vergilino *et al.*, 2012). To identify *Hyaletta* amphipod species, PCR products were digested with a mix of restriction enzymes following the instructions of the supplier (New England Biolabs). Briefly, a mix of the BspHI, DraI and TaqαI restriction enzymes cuts PCR products of species A at 230 bp, 440 bp, 450 bp and 580 bp, species B at 230 bp, species C at 50 bp, 160 bp and 445 bp, and of species D at 160 bp and 590 bp. Restriction fragments were discriminated by electrophoresis on a 3% agarose gel to differentiate the different species of the complex based on their different band patterns (Annex E).

3.3.3 Stable isotope analysis

For the stable isotope analysis, all samples were rinsed with distilled water. Potential food sources were observed under a dissecting microscope to remove invertebrates and other miscellaneous elements to make samples as homogeneous as possible. As characeae macrophytes and their epiphyton are rich in carbonates, we prepared for them two samples for the stable isotope analyses: one sample acidified with diluted HCl as described in Boutton (1991) for carbon analysis and another regular sample for nitrogen analysis. Each amphipod was encapsulated whole and individually. *Daphnia* were identified to genus and pooled for the stable isotope analyses (250 individuals per sample). All samples were lyophilized 48 h. Potential food sources were ground into a fine powder using a mortar and a pestle. Powders, amphipods and *Daphnia* were weighed on a XP6 microbalance (Mettler-Toledo) and encapsulated in pressed tin capsules (5×9 mm, Costech Analytical Technology). Chemical lipid extraction techniques were not considered because individual amphipods are too small for such techniques (mean amphipod weight for all dates: 0.5 ± 0.5 mg), and mathematical correction techniques were not considered because available models are not adapted for freshwater invertebrates (Kiljunen *et al.*, 2006; Logan *et al.*, 2008). However, to verify for important variations in their lipid content, C:N values of amphipods were compared for each site each month using one-way ANOVAs with the amphipod species linked to its location in the littoral zone (deep or shallow depth) as a factor and among months using two-way ANOVAs; ANOVAs were followed by Tukey's HSD multiple-comparison test when significant differences were found. We assume that amphipods with similar C:N ratios should have similar lipid contents and should have $\delta^{13}\text{C}$ values that are similarly influenced by lipids (Post *et al.*, 2007). Stable isotope measurements were performed using an elemental analyzer (ECS 4010, Costech Analytical Technology) coupled with an isotope ratio mass spectrometer (Delta V Advantage, Thermo Electron Corporation). Sample runs

started following two series of 10 injections of working reference gases, N₂ (5.0 grade, ultra-high-purity; Praxair) and CO₂ (4.5 LaserStar™, ultra-high-purity; Praxair), with a standard deviation <0.06‰ for δ¹⁵N. Several international reference standards of L-glutamic acid (USGS40 and USGS41 from the International Atomic Energy Agency) (Qi *et al.*, 2003) were placed at the beginning and end of each analytical run and working standards (acetanilide; Costech Analytical Technology) were interspersed between samples to correct for drift. Isotope ratios were reported in per mil (‰) using standard delta notation:

$$\delta X = \left[\left(\frac{R_{sample}}{R_{standard}} \right) - 1 \right] \times 1000$$

where X = ¹³C or ¹⁵N, R = ¹³C/¹²C or ¹⁵N/¹⁴N ratios; standards = Vienna-Pee Dee Belemnite for carbon or air N₂ for nitrogen, respectively.

3.3.4 Data analysis

For each lake, we first tested for each date if species found at a same site had stable isotopes ratios significantly different using one-way multivariate analysis of variance (MANOVA), with δ¹³C and δ¹⁵N of amphipods as dependent variables and with the amphipods species linked to its location in the littoral zone (shallow or deep) as a factor. We also tested if species had significantly different stable isotopes ratios among dates by using two-way MANOVA with the month when amphipods were sampled added to the setup as a factor. Since many amphipod species were not present for all sampled dates, we made multiple MANOVAs varying the species or months included in the analyses to cover all possible combinations of reoccurring species. Multivariate normality assumption of MANOVA was always respected; it

was tested using Mardia's multivariate normality tests using the MVN package of R. When significant differences among species were found, Student's t-test or ANOVA (one or two-way, where required) were used to verify if amphipods had different compositions for carbon or nitrogen stable isotopes. Tukey's HSD multiple-comparison test was used after ANOVAs when significant differences were detected. All analyses were performed with R version 3.0.1 (R Core Team, 2013).

For each site and date, SIAR version 4.2 (Parnell *et al.*, 2010), a bayesian mixing model available as an R package, was used to estimate the relative contribution of the different food sources to the diet of *Hyalella* amphipods. An advantage of SIAR over most previous mixing models is that it takes into account the variability in the isotopic values of the potential food sources and in the trophic enrichment factors (also called "fractionation factors" or "discrimination factors") of the animals on these food sources (Parnell *et al.*, 2010; Layman *et al.*, 2012). It was determined experimentally that *H. azteca* amphipods from species B of Lake des Baies renew the tissues of their body in about a month at 15°C both for carbon and nitrogen (chapter 2 of the present thesis); this means that our sampling should allow to detect if amphipods modified their diet during the open-water season. We assumed that the isotopic composition of the food items found when amphipods were sampled reflected the isotopic composition of the potential food sources available to amphipods during the previous month. For each site, we included in the model food sources (terrestrial leaf detritus, the various kinds of periphyton and SOM) sampled at the site itself or from a similar site when a food source was not available at the site during sampling but could have been present in the previous month. Food sources were combined for the analysis when they had highly overlapping isotopic compositions. We excluded from the model food sources (mainly aquatic macrophytes) that had isotopic compositions too far from the composition of

amphipods to be reasonably a part of their diet. For amphipods from Lake des Baies and Lake Ferré, we used fractionation factors estimated in chapter 2 of the present thesis for amphipods from species B from Lake des Baies (leaf detritus: $\Delta^{13}\text{C} = 8.0 \pm 0.5\text{‰}$ and $\Delta^{15}\text{N} = 3.4 \pm 0.5\text{‰}$; periphyton: $\Delta^{13}\text{C} = -0.6 \pm 0.5\text{‰}$ and $\Delta^{15}\text{N} = 3.9 \pm 0.4\text{‰}$) and from species C from Lake Ferré (leaf detritus: $\Delta^{13}\text{C} = 5.7 \pm 1.1\text{‰}$ and $\Delta^{15}\text{N} = 6.3 \pm 0.9\text{‰}$; periphyton: $\Delta^{13}\text{C} = -3.8 \pm 1.1\text{‰}$ and $\Delta^{15}\text{N} = 5.9 \pm 0.3\text{‰}$). We assumed fractionation factors would be similar for all species from a same lake. For SOM, we assumed that amphipods had similar fractionation factors on them than on periphyton because examination under a dissecting microscope showed that SOM of all lakes was mainly composed of microalgae and of organic detritus heavily colonized by microbes. For amphipods from Lake Neigette, we used the same fractionation factors than from amphipods from Lake des Baies. We fitted each model by running a Markov chains for 1 000 000 iterations, discarding a 400 000 iterations burn-in period and thinning by 300 iterations.

3.4 Results

3.4.1 Species occurrence

The species composition of sampled amphipods varied among lakes, sites, sampling depth and months (Fig. 3.1–3.3). For Lake des Baies, the four *Hyaletella* species of the region were found during the open-water season (Fig. 3.1). Species B occurred most of the time at each site, except at site 3 in August; for this site, species D was the most common, especially in the deep zone. Species A was not always found but was present at each site in June, August and October. For Lake Ferré, species A and C were present at all sites in June, August and October (Fig. 3.2).

Species A was almost always present in the shallow zone of each site, and was present in the deep zone of two sites in October. Species C was always present in the deep zone and almost always in the shallow zone of each site. For Lake Neigette, all amphipod species, including *G. lacustris*, were found during the open-water season (Fig. 3.3). Species A was found at every site, especially in the deep zone but it was also commonly found in the shallow zone. Species B was found in the shallow zone of site 1 in August and October and of site 3 in October. Species C was found in both zones of site 1 in June and in the shallow zone of site 1 and 2 in October; it was always present in the deep zone of site 3 during the open-water season. Species D was found in the deep zone of site 2 in June and was not found again during the open-water season. *G. lacustris* was present in the shallow zone of site 2 in June and in the shallow zone of site 1 and 2 in August.

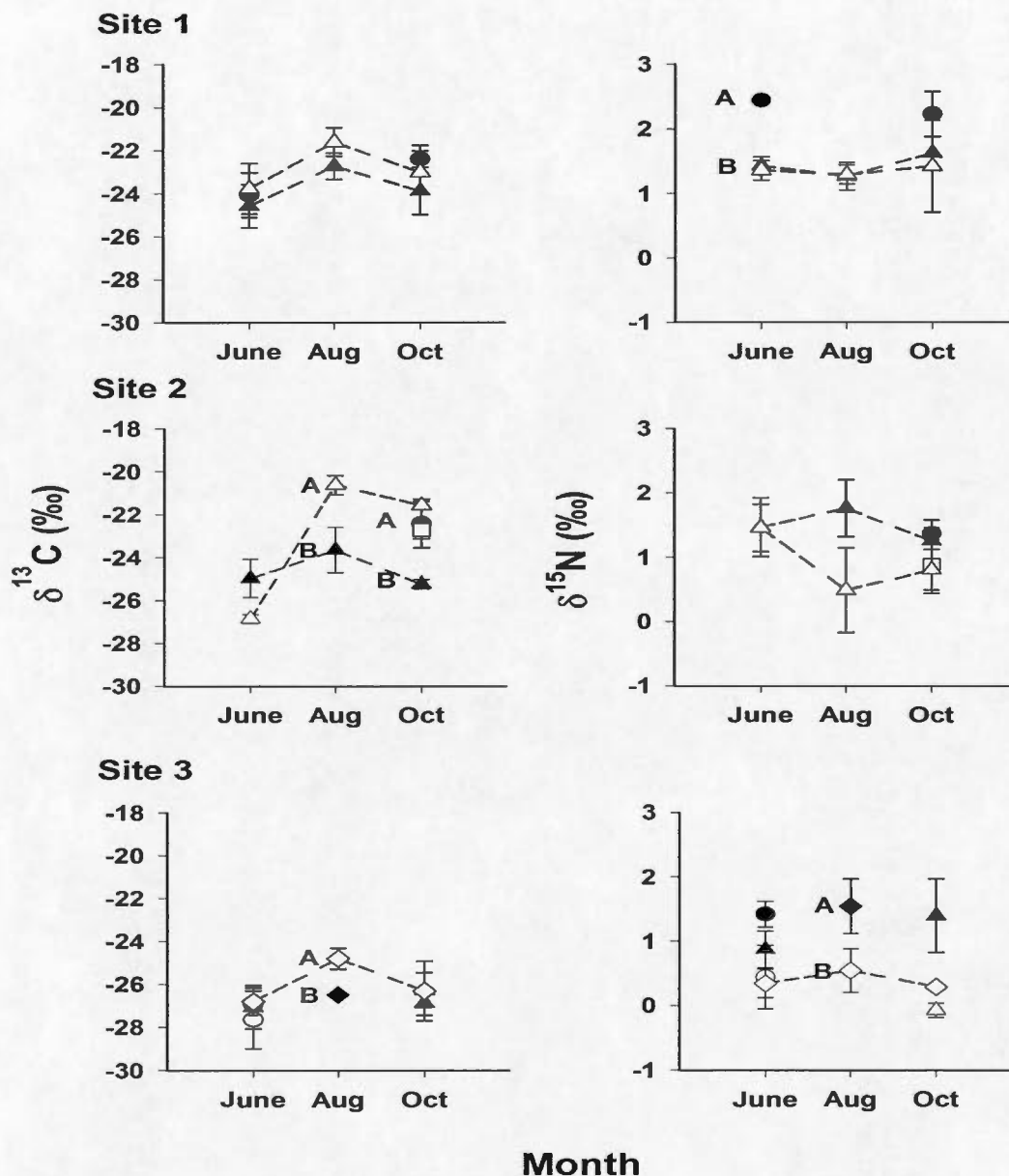


Figure 3.1 Carbon and nitrogen stable isotope compositions of amphipods from the different groups sampled at the three sites of Lac des Baies in June, August and October 2010. Circles represent *H. azteca* species A, triangles pointing up represent *H. azteca* species B, squares represent *H. azteca* species C and diamonds represent *H. azteca* species D; signs are black for amphipods sampled in the shallow zone and white for amphipods sampled in the deep zone. Letters at the left of signs denote amphipods with significantly different isotopic values.

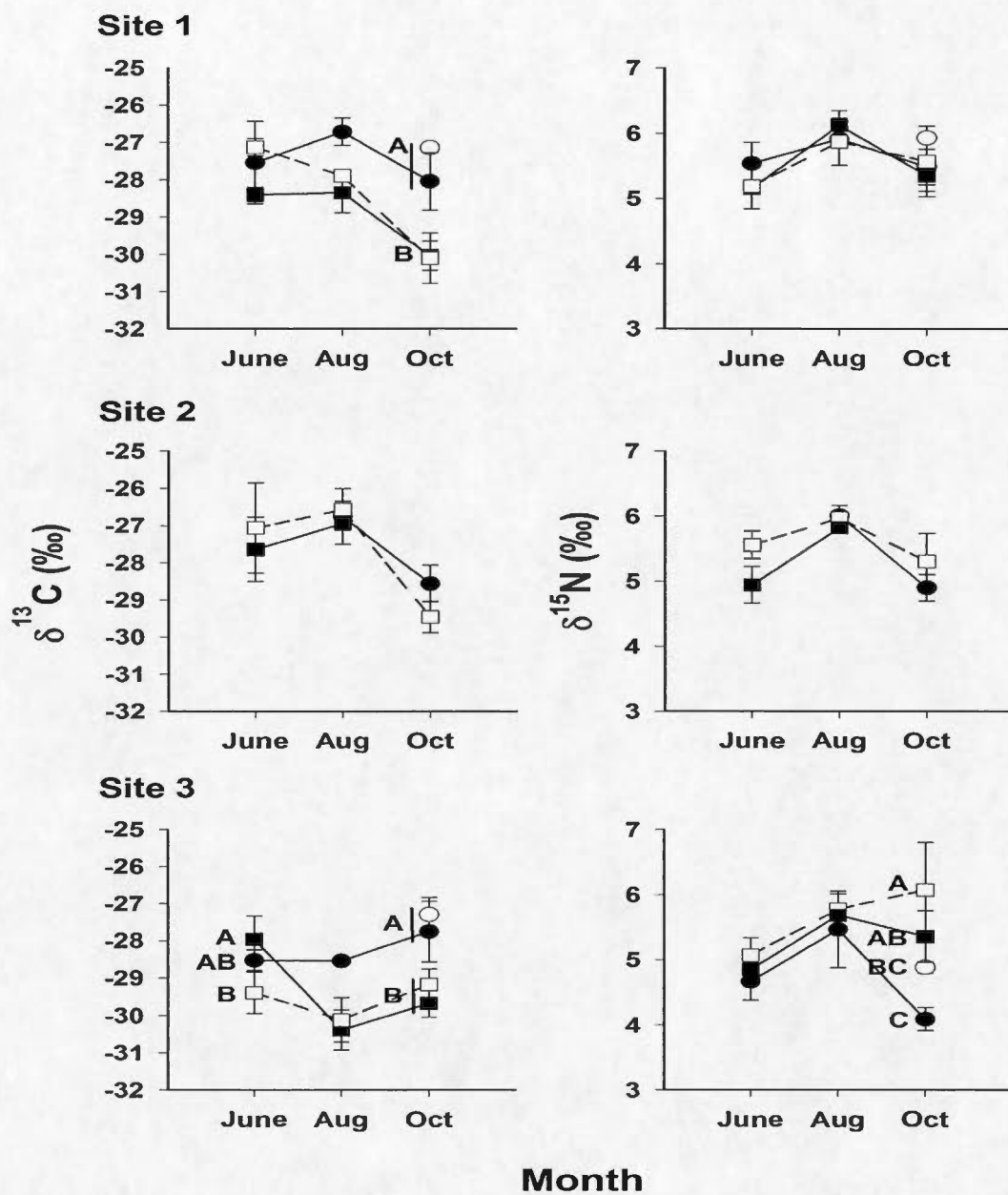


Figure 3.2 Carbon and nitrogen stable isotope compositions of amphipods from the different groups sampled at the three sites of Lac Ferré in June, August and October 2010. Circles represent *H. azteca* species A and squares represent *H. azteca* species C; signs are black for amphipods sampled in the shallow zone and white for amphipods sampled in the deep zone. Letters at the left of signs denote amphipods with significantly different isotopic values.

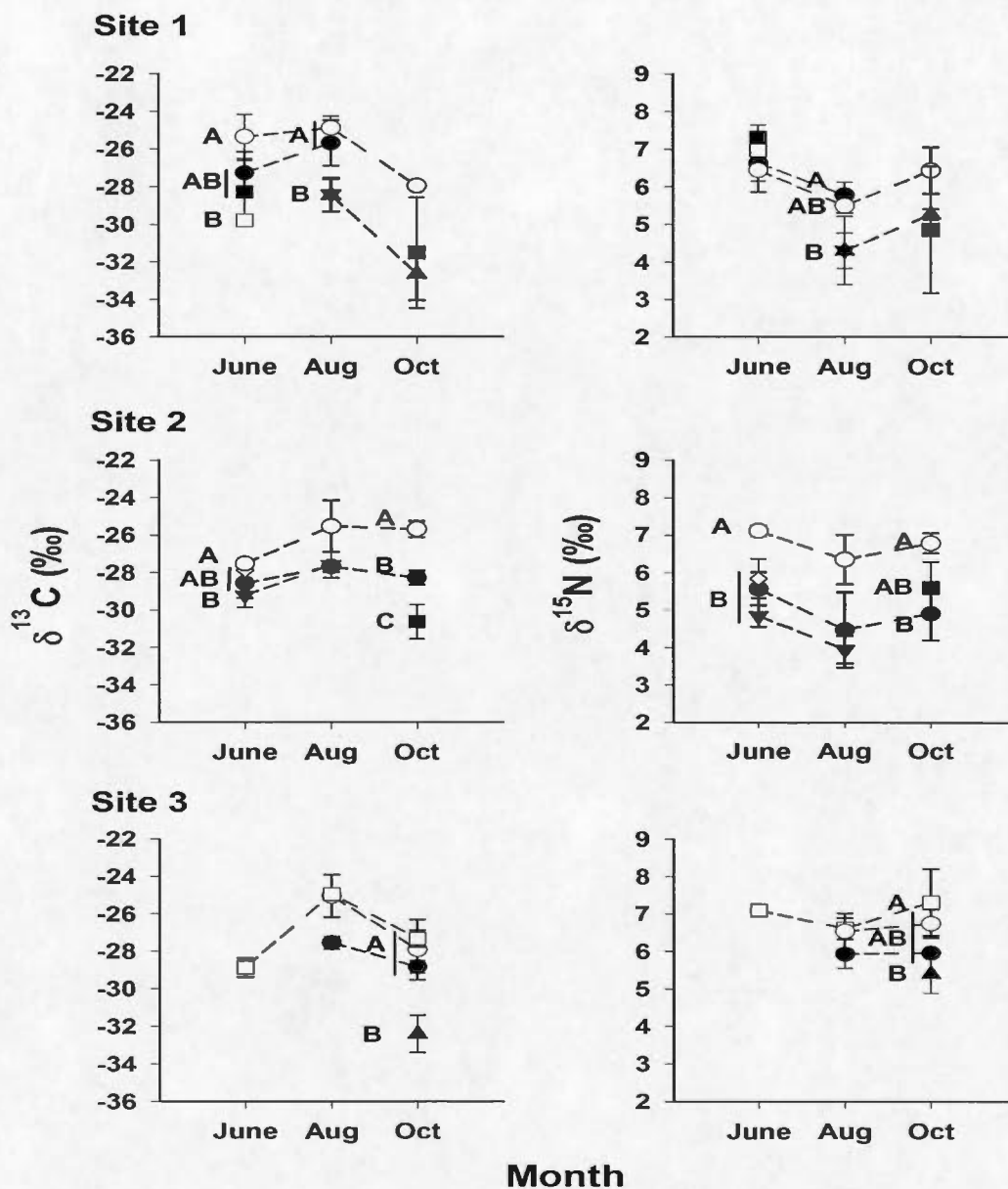


Figure 3.3 Carbon and nitrogen stable isotope compositions of amphipods from the different groups sampled at the three sites of Lac Neigette in June, August and October 2010. Circles represent *H. azteca* species A, triangles pointing up represent *H. azteca* species B, squares represent *H. azteca* species C, diamonds represent *H. azteca* species D and triangles pointing down represent *G. lacustris*; signs are black for amphipods sampled in the shallow zone and white for amphipods sampled in the deep zone. Letters at the left of signs denote amphipods with significantly different isotopic values.

3.4.2 C:N values of amphipods

For all lakes, one-way ANOVAs showed that, most of the time, C:N values of amphipods did not vary greatly among different species for a same date (Annex F and G), meaning that their lipid contents should not greatly differ. Among *Hyaletella* amphipods, amphipods from species C from the shallow zone had C:N values in October significantly lower than C:N values of amphipods from species A from the deep zone, both for the site 3 of Lake Ferré (4.7 ± 0.4 and 5.9 ± 0.1 , respectively) and the site 1 from Lake Neigette (5.1 ± 0.3 and 5.9 ± 0.1 , respectively). This suggests that, in these particular cases, potential differences in $\delta^{13}\text{C}$ values between these species pairs could reflect different lipid contents rather than variation in their diets.

Two-way ANOVAs showed there were significant differences in the C:N values of amphipods during the open-water season for all lakes (Annex G and H). For Lake des Baies, for all sites, amphipods from *Hyaletella* species B had significantly higher C:N values in October than in the other months. At site 3, species D had a slight but significant increase in C:N values between June and October (Annexe H). For Lake Ferré, there was a slight but significant increase in C:N values for amphipods from species C at site 2 between June and August (Annex H). For Lake Neigette, amphipod species had higher C:N values in October and amphipods from species A had a larger increase in C:N values than the other species, hence the significant interaction between species and month (Annex H).

3.4.3 Isotopic composition of amphipods

For all lakes, there were in some cases significant differences in the isotopic compositions of amphipods from different species sampled at different depths; however, in many cases, there were also overlaps in their isotopic compositions (Table 3.2). This suggests that *H. azteca* amphipods from different species and/or sampled at different depths could have diets that overlap or differ depending on the observed site. In many cases, amphipods also had significant isotopic differences among sampling dates (Table 3.3).

Table 3.2 One-way MANOVAs results comparing for each lake the isotopic compositions of *H. azteca* amphipods from different groups (different species and/or sampling depths). Asterisks denote significant differences ($P < 0.05$).

Lake	Month	Site	<i>df</i>	Error <i>df</i>	<i>Pillai's trace</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
des Baies	June	1	2	6	1.108	3.7	0.03 *
		2	1	4	0.778	5.2	0.1
		3	3	8	0.925	2.3	0.09
	Aug	1	1	4	0.775	5.2	0.1
		2	1	4	0.914	15.9	0.03 *
		3	1	4	0.894	12.6	0.03 *
	Oct	1	2	6	0.828	2.1	0.1
		2	3	8	1.298	4.9	0.005 *
		3	2	6	0.850	2.2	0.1
	June	1	2	6	0.842	2.2	0.1
		2	1	4	0.708	3.6	0.2
		3	2	6	1.024	3.1	0.05 *
Ferré	Aug	1	2	6	0.979	2.9	0.07
		2	2	6	0.502	1.0	0.4
		3	2	6	0.854	2.2	0.1
	Oct	1	3	8	1.154	3.6	0.02 *
		2	1	4	0.857	9.0	0.06
		3	3	8	1.421	6.5	0.001 *
	June	1	3	8	1.122	3.4	0.02 *
		2	3	8	1.433	6.7	0.001 *
		3	3	8	1.035	2.9	0.04 *
	Aug	1	3	8	1.035	2.9	0.04 *
		2	2	6	0.921	2.6	0.09
		3	2	6	0.857	2.2	0.1
Neigette	Oct	1	2	6	0.770	1.9	0.2
		2	2	6	1.467	8.3	0.002 *
		3	3	8	1.218	4.2	0.01 *

Table 3.3 Two-way MANOVAs results comparing among months for each lake the isotopic compositions of invertebrates from different groups (different species and/or sampling depths). Groups: *G. lacustris* from the shallow zone (GLs), *H. azteca* species A from the shallow zone (HAs) or the deep zone (HDd), *H. azteca* species B from the shallow zone (HBs) or the deep zone (HBd), *H. azteca* species C from the shallow zone (HCs) or the deep zone (HCD), *H. azteca* species D from the shallow zone (HDs) or the deep zone (HDd). Asterisks denote significant differences ($P < 0.05$).

Lake	Site	Months	Groups	Effect	df	Pillai's trace	F	P
des Baies	Site 1	June, Aug, Oct	HBd, HBs	Group	1	0.277	2.1	0.2
				Month	2	0.650	2.9	0.04 *
				Interaction	2	0.057	0.2	0.9
				Error	12			
		June, Oct	HAs, HBd, HBs	Group	2	0.909	5.0	0.004 *
				Month	1	0.342	2.9	0.1
				Interaction	2	0.105	0.3	0.9
				Error	12			
	Site 2	June, Aug, Oct	HBd, HBs	Group	1	0.775	18.9	0.0003
				Month	2	0.978	5.7	0.002
				Interaction	2	1.071	6.9	0.0007 *
				Error	12			
	Site 3	June, Aug, Oct	HDd	Month	2	0.758	1.8	0.2
				Error	6			
		June, Oct	HBs, HDd	Group	1	0.689	7.7	0.02 *
				Month	1	0.201	0.9	0.5
				Interaction	1	0.217	1.0	0.4
				Error	8			

Table 3.3 (continued)

Lake	Site	Months	Groups	Effect	df	Pillai's trace	F	P
Ferré	Site 1	June, Aug, Oct	HAs, HCD, HCs	Group	2	0.639	4.2	0.007 *
				Month	2	1.305	16.9	<0.0001 *
				Interaction	4	0.610	2.0	0.08
				Error	18			
	Site 2	June, Aug, Oct	HCD	Month	2	1.066	3.4	0.04 *
				Error	6			
				Group	1	0.598	5.2	0.06
				Month	1	0.803	14.3	0.003 *
	Site 3	June, Aug, Oct	HAs, HCD, HCs	Interaction	1	0.330	1.7	0.2
				Error	8			
				Group	2	0.817	6.2	0.0006
				Month	2	5.186	5.2	0.002
Neigette	Site 1	June, Aug, Oct	HAD, HAS	Interaction	4	5.303	5.3	0.0002 *
				Error	18			
				Month	2	1.280	5.3	0.01 *
				Error	6			
		June, Aug	HAD, HAS	Group	1	0.403	2.4	0.2
				Month	1	0.649	6.5	0.03 *
				Interaction	1	0.109	0.4	0.7
				Error	8			
		June, Oct	HAD, HCs	Group	1	0.552	4.3	0.06
				Month	1	0.567	4.6	0.06
				Interaction	1	0.381	2.2	0.2
				Error	8			
		Aug, Oct	HAD, HBs	Group	1	0.900	31.6	0.0003 *
				Month	1	0.919	39.7	0.0001 *
				Interaction	1	0.141	0.6	0.6
				Error	8			

Table 3.3 (continued)

Lake	Site	Months	Groups	Effect	df	Pillai's trace	F	P
Neigette	Site 2	June, Aug, Oct	HAD, HAs	Group	1	0.899	48.8	<0.0001 *
				Month	2	0.589	2.5	0.07
				Interaction	2	0.316	1.1	0.4
				Error	12			
Site 3		June, Aug	HAD, HAs, GLs	Group	2	0.886	4.8	0.006 *
				Month	1	0.702	13.0	0.001 *
				Interaction	2	0.141	0.5	0.8
				Error	12			
		June, Aug, Oct	HCd	Month	2	1.115	3.8	0.03 *
				Error	6			
				Group	2	0.681	3.1	0.03 *
				Month	1	0.844	29.8	<0.0001 *
		Aug, Oct	HAD, HAs, HCd	Interaction	2	0.451	1.7	0.2
				Error	12			

For Lake des Baies, one-way ANOVA showed that amphipods from species A sampled in the shallow zone (HAs) were more enriched in ^{15}N than other amphipods. For site 2, amphipods from species B from both depths had similar isotopic compositions in June (Fig. 3.1, Annex I), then amphipods from species B sampled in the deep zone (HBd) became significantly more enriched in ^{13}C than amphipods from species B sampled in the shallow zone (HBs) in August and in October; in October, HAs, HBd and amphipods from species C sampled in the shallow zone (HCs) had overlapping $\delta^{13}\text{C}$ values. One-way MANOVAs followed by one-way ANOVAs showed that that $\delta^{15}\text{N}$ of all species were never significantly different for this site (Table 3.2, Annex I). For site 3, One-way MANOVA followed by one-way ANOVAs showed that there was no significant difference in the isotopic compositions of amphipods in June and in October (Table 3.2, Annex I). In August, amphipods from species D sampled in the deep zone (HDd) were significantly enriched in ^{13}C and depleted in ^{15}N compared to amphipods from species D sampled in the shallow zone (HDs) (Fig. 3.1, Annex I). No significant differences were found among months in the isotopic compositions of the species that were present at the site for multiple months (Fig. 3.1, Table 3.3).

For Lake Ferré, significant differences in $\delta^{13}\text{C}$ among *H. azteca* amphipods were found only in October for site 1 (Fig. 3.2, Annex I). For this month, *H. azteca* amphipods from species A were significantly enriched in ^{13}C compared to *H. azteca* amphipods from species C; it seems this difference may have existed also in August although it was not significant (Fig. 3.2, Table 3.2). For each month, $\delta^{15}\text{N}$ values of all species were never significantly different (Fig. 3.2, Annex I); however, comparison among months shows that amphipods were significantly enriched in ^{15}N in August compared to June and October (Fig. 3.2, Annex J). For site 2, no significant difference was found for any month among the isotopic compositions of all *H. azteca*

groups, both for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 3.2, Annex I). Among months, amphipods from species C from the deep zone (HCd) were significantly depleted in ^{13}C in October compared to amphipods sampled in the other months, and all *H. azteca* groups were slightly significantly enriched in ^{15}N in August compared to June (Fig. 3.2, Annex J). For site 3, significant differences among *H. azteca* groups were found in June for $\delta^{13}\text{C}$ and in October for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 3.2, Annex I). In June, HCs were significantly enriched in $\delta^{13}\text{C}$ compared to HCd (Fig. 3.2). In October, amphipods from species C from all depths were significantly depleted in $\delta^{13}\text{C}$ compared to amphipods from species A from all depths; HCd and HCs were significantly enriched in $\delta^{15}\text{N}$ compared to HAs, while HCd was not significantly different from HAs and HCs (Fig. 3.2). Among months, the interaction between the month and the *H. azteca* group was significant, both for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. For $\delta^{13}\text{C}$, the interaction was significant because HCs became significantly depleted in ^{13}C in August and October compared to June while HAs and HCd only slightly changed their $\delta^{13}\text{C}$ values. For $\delta^{15}\text{N}$, the interaction was significant because *H. azteca* groups had very similar $\delta^{15}\text{N}$ values in June and August but diverged markedly in October (Fig. 3.2).

For Lake Neigette, for site 1, significant differences among species were found for $\delta^{13}\text{C}$ in June and for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in August (Fig. 3.3, Annex I). Amphipods from species A sampled in the deep zone (HAd) were significantly enriched in ^{13}C compared to HCd and to HBs in June and to *G. lacustris* amphipods sampled in the shallow zone (GLs) in August; HAs were significantly enriched in ^{15}N compared to HBs and GLs in August (Fig. 3.3, Annex J). When they were present at multiple months, species had significantly lower $\delta^{13}\text{C}$ values in October than in the other months and lower $\delta^{15}\text{N}$ values in August than in the other months (Fig. 3.3, Annex J). For site 2, significant differences among species were found in June and in October, both for $\delta^{13}\text{C}$ and for $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 3.3, Annex I). In June, HAd were

significantly enriched in ^{13}C compared to GLs and enriched in ^{15}N compared to all amphipods (Fig. 3.3, Annex I). In October, HAd were significantly enriched in ^{13}C compared to other amphipods and HAs were significantly enriched in ^{13}C compared to HCs. HAd were also significantly enriched in ^{15}N compared to HCs. When they were present at multiple dates, species had significantly higher $\delta^{13}\text{C}$ values in August and in October than in June and lower $\delta^{15}\text{N}$ values in August than in June (Fig. 3.3, Annex J). For site 3, significant differences among species were found only in October, both for $\delta^{13}\text{C}$ and for $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 3.3, Annex I). In October, HBs were significantly depleted in ^{13}C compared to all other amphipods; HBs were also significantly depleted in ^{15}N compared to HCd (Fig. 3.3, Annex I). When they were present at multiple dates, species had $\delta^{13}\text{C}$ significantly lower in October than in the other months; HCd also had $\delta^{13}\text{C}$ values that were significantly different each month (Fig. 3.3, Annex J).

For each lake, two-way MANOVAs including amphipods from multiple months followed by two-way ANOVAs and Tukey-multiple comparison tests found most of the time the same differences among *H. azteca* amphipods from different species or sampling depths that were found with the one-way MANOVAs. However, two-way MANOVAs showed that HAs from site 1 of Lake des Baies were significantly enriched in ^{15}N compared to other species in June and in October, HBs from site 2 and from site 3 of Lake des Baies were significantly enriched in ^{15}N compared to HBd and HDd respectively, HCd from site 2 of Lake Ferré were significantly enriched in ^{15}N compared to HCs, and HAs from site 3 of Lake Neigette were significantly depleted in ^{13}C compared to HAd and HAd (Table 3.3, Annex J).

3.4.4 Diet of amphipods

Based on the isotopic compositions we measured (Table 3.4, Annex K), SIAR calculated the potential relative contributions of each food sources in the diet of each group of *H. azteca* amphipods. Most of the time, according to mixing models, the isotopic compositions of the different amphipod groups present at each site were not different enough to be associated with clearly different diets. Most of the time, potential food sources had isotopic compositions that were not overlapping; however, there was sometimes a high variability in the isotopic compositions of food sources among sites and among dates, especially for epilithon (Table 3.4). Also, after correction for fractionation factors, the isotopic compositions of some groups of amphipods fell sometimes completely outside of the mixing polygon created by the isotopic compositions of the potential food sources we sampled, meaning in these cases that amphipods probably fed in the previous month on food sources that were not sampled (Tables 3.5–3.7, Fig. 3.4–3.6).

Table 3.4 Mean isotopic compositions (in ‰) among sites of the different potential food sources of amphipods sampled in the lakes for each month (mean \pm SD). n = number of replicates at the lake scale; each replicate except for *Daphnia sp* has a value based on 3 pseudo-replicates.

Lake	Month	Food source	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
des Baies	June	Leaves	4	-29.1 ± 1.5	-1.9 ± 1.8
		Epilithon	2	-26.9 ± 0.8	0.1 ± 1.0
		SOM	4	-27.2 ± 0.6	0.6 ± 1.0
	Aug	Leaves	4	-30.2 ± 0.5	-1.6 ± 0.3
		Epilithon	3	-23.9 ± 3.0	-0.4 ± 0.7
		SOM	4	-27.4 ± 0.7	0.1 ± 0.4
		<i>Daphnia sp</i>	3	-31.2 ± 0.2	2.0 ± 0.1
	Oct	Leaves	4	-29.8 ± 0.8	-0.8 ± 1.9
		Epilithon	3	-24.9 ± 1.4	0.6 ± 1.9
		SOM	6	-27.4 ± 0.9	0.5 ± 1.3
		<i>Daphnia sp</i>	3	-32.5 ± 0.6	2.1 ± 0.0
Ferré	June	Epilithon	3	-23.4 ± 1.8	1.8 ± 1.2
		SOM	4	-28.6 ± 1.0	1.0 ± 0.8
	Aug	Leaves	2	-30.6 ± 0.2	-1.6 ± 1.1
		Epilithon	3	-21.3 ± 1.4	1.7 ± 0.4
		SOM	6	-27.7 ± 1.4	2.8 ± 0.8
		Characeae	3	-19.3 ± 1.5	4.3 ± 0.7
	Oct	<i>Daphnia sp</i>	3	-33.5 ± 0.5	8.9 ± 0.4
		Leaves	3	-30.7 ± 0.1	-0.7 ± 0.5
		Epilithon	1	-20.2 ± 0.5	2.1 ± 0.6
		SOM	5	-28.6 ± 0.6	1.4 ± 1.3
		Characeae	2	-17.7 ± 0.7	1.4 ± 0.3
		<i>Daphnia sp</i>	3	-35.6 ± 0.2	7.3 ± 0.1
Neigette	June	Leaves	3	-29.8 ± 0.6	1.0 ± 0.2
		Epilithon	2	-20.6 ± 2.8	3.7 ± 0.5
		SOM	2	-27.3 ± 1.4	1.4 ± 0.7
		Green algae	1	-14.4 ± 0.2	4.4 ± 0.1
	Aug	Leaves	3	-29.7 ± 0.6	0.5 ± 2.5
		Epilithon	1	-19.5 ± 0.3	4.9 ± 0.8
		Epixylon	2	-25.4 ± 0.5	2.5 ± 1.0
		SOM	5	-28.4 ± 1.1	2.3 ± 0.7
		Characeae	6	-15.6 ± 2.6	1.7 ± 2.8
	Oct	Leaves	4	-29.8 ± 0.9	-1.3 ± 1.3
		Epilithon	2	-24.5 ± 1.3	3.1 ± 0.3
		SOM	4	-28.6 ± 1.2	1.8 ± 1.2

According to the mixing models, all *H. azteca* amphipods from Lake des Baies from site 1 fed mostly on leaf litter during the open-water season (Table 3.5). The mode of the potential contribution of leaves to the diet of amphipods varied during the open-water season from 50.0% to 94.2% among amphipods of this site. Amphipods from site 2 had fed mostly on SOM in June (Table 3.5). In August, HBs had fed mostly on leaf litter; HBd had an isotopic composition outside of the mixing polygon (Fig. 3.4). In October, most amphipods found at site 2 had fed mostly on leaf litter (mode of potential contribution varying from 33.3% to 85.2%); HBs fed mostly on SOM. For site 3, amphipods had isotopic compositions outside of the mixing polygon (Table 3.5, Fig. 3.4).

Most amphipods from Lake Ferré from all sites fed in June and in August more or less on a mix of leaf litter and SOM (mode of potential contribution varying from 28.5% to 61.2% and from 20.5% to 41.5%, respectively); periphyton probably had an important contribution as well based on the modes of its potential contributions (varying from 4.5 to 37.0%) (Table 3.6, Fig. 3.5). In October, at site 1, amphipods from species A from all depths had a diet that comprised mostly leaf litter while amphipods from species C fed on a mix of SOM and leaf litter. At other sites, most amphipods fed mainly on a mix of SOM and leaf litter or mainly on SOM (Table 3.6, Fig. 3.5).

Diets were more variable for Lake Neigette. According to the mixing models, at site 1, most amphipods fed on a mix of periphyton and SOM in June and on SOM or a mix of SOM and leaf litter in August; HCd had isotopic compositions outside of the mixing polygon. In October, HAd fed mostly on SOM while HBs and HCs had isotopic compositions outside of the mixing polygon (Table 3.7, Fig. 3.6). For site 2, all amphipod species except GLs fed mainly on SOM in June. In August and in

October, HAs fed mostly on SOM but also on leaf litter while HAd fed mostly on periphyton and on SOM. GLs probably fed on a mix of SOM and leaf litter in June then mainly on SOM in August. In October, HCs had isotopic compositions outside of the mixing polygon (Table 3.7, Fig. 3.6). For site 3, HCd fed mostly on SOM in June, then, like HAd, it fed mostly on a mix of all foods in August; this month, HAs fed mostly on a mix of SOM and periphyton. In October, all species except HBs fed mostly on a mix of SOM and leaf litter; HBs had isotopic compositions outside of the mixing polygon (Table 3.7, Fig. 3.6).

Table 3.5 Bayesian mixing model (SIAR) results for amphipods sampled from each site of Lake des Baies for each month in 2010. Percentiles show the 1st to 95th range of potential contribution. Sources with a necessary contribution (minimal potential contribution > 0%) in bold. Groups: *H. azteca* species A from the shallow zone (HAs), *H. azteca* species B from the shallow zone (HBs) or the deep zone (HBd), *H. azteca* species C from the deep zone (HCD), *H. azteca* species D from the shallow zone (HDs) or the deep zone (HDd). The mention "out" after the group name means that amphipods had isotopic compositions that were always completely outside of the mixing polygon created by the isotopic compositions of the food sources after correction for fractionation (nom = not enough organic matter detected for analysis).

Month	Site	Groups	Leaf litter		Periphyton		SOM	
			Mode	Percentile	Mode	Percentile	Mode	Percentile
June	1	HAs	69.6	47.0 – 84.9	17.2	0.0 – 37.1	5.2	0.0 – 34.4
		HBd	74.2	36.8 – 98.0	4.6	0.0 – 42.8	3.9	0.0 – 41.0
		HBs	50.0	27.1 – 92.5	18.1	0.0 – 49.2	6.0	0.0 – 46.6
	2	HBd	18.3	8.6 – 45.4	With SOM		81.6	54.6 – 91.4
		HBs	41.0	28.9 – 54.0	With SOM		59.0	45.9 – 71.1
Aug		HAs - out						
		HBs - out						
		HDd - out						
		HDd - out						
	1	HBd	50.2	14.3 – 96.0	49.8	4.0 – 85.7	nom	
		HBs	94.2	44.1 – 100.0	5.8	0.0 – 55.9	nom	
	2	HBd - out						
		HBs	63.8	26.4 – 94.8	5.6	0.0 – 53.2	9.4	0.0 – 40.9
	3	HDd - out						
		HDs - out						

Table 3.5 (continued)

Month	Site	Groups	Leaf litter		Periphyton		SOM	
			Mode	Percentile	Mode	Percentile	Mode	Percentile
Oct	1	HAs	54.6	30.4 – 79.3	39.9	1.7 – 57.2	5.8	0.0 – 33.1
		HBd	75.2	35.9 – 95.1	8.6	0.0 – 51.4	3.0	0.0 – 28.1
		HBs	68.2	32.7 – 87.2	28.7	0.0 – 51.6	5.1	0.0 – 30.4
	2	HAs	71.6	35.0 – 94.0	3.5	0.0 – 35.9	20.0	0.0 – 45.7
		HBd	85.2	65.0 – 96.9	2.5	0.0 – 19.4	5.4	0.0 – 20.7
		HBs	33.3	22.9 – 45.4	33.4	0.0 – 54.8	38.0	11.0 – 65.8
	3	HCd	70.4	47.0 – 84.5	3.7	0.0 – 32.7	22.1	0.0 – 36.4
		HBd - out						
		HBs - out						
		HDd - out						

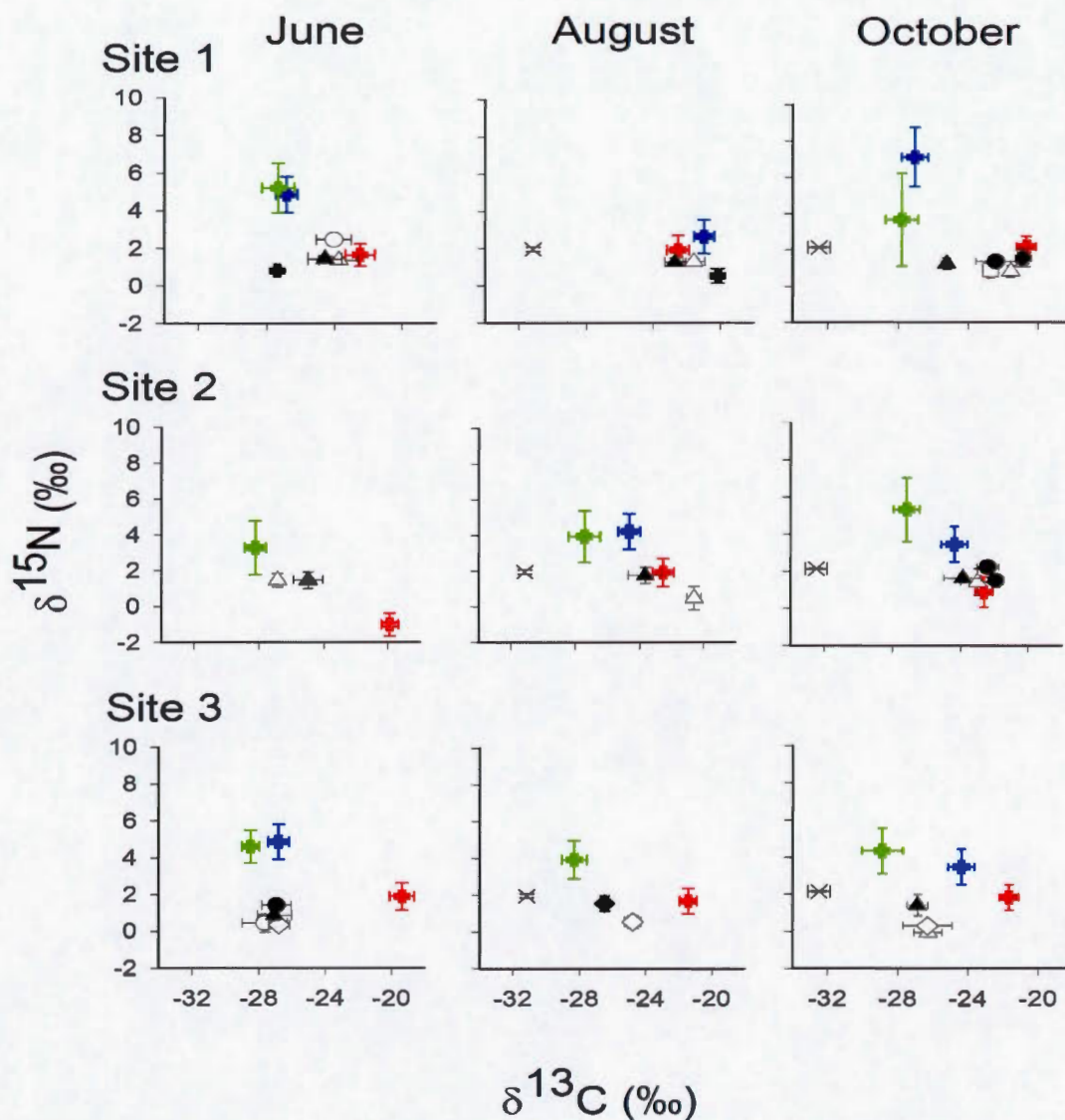


Figure 3.4 Carbon and nitrogen stable isotope compositions from potential food sources (after correction for fractionation) and of amphipods from the different groups sampled at the three sites of Lac des Baies in June, August and October 2010. Red crosses represent detritus leaves, blue crosses represent periphyton, green crosses represent SOM, circles represent *H. azteca* species A, triangles pointing up represent *H. azteca* species B, squares represent *H. azteca* species C and diamonds represent *H. azteca* species D; signs are black for amphipods sampled in the shallow zone and white for amphipods sampled in the deep zone. Black crosses represent gastropods and “X” represent *Daphnia* sp., for comparison.

Table 3.6 Bayesian mixing model (SIAR) results for amphipods sampled from each site of Lake Ferré for each month in 2010. Percentiles show the 1st to 95th range of potential contribution. Sources with a necessary contribution (minimal potential contribution > 0%) in bold. Groups: *H. azteca* species A from the shallow zone (HAs) or the deep zone (HAd), *H. azteca* species C from the shallow zone (HCs) or the deep zone (HCd) (abs = food source not available at the site).

Month	Site	Species	Leaf litter		Periphyton		SOM		Epiphyton	
			Mode	Percentile	Mode	Percentile	Mode	Percentile	Mode	Percentile
June	1	HAs	38.9	7.2 – 70.8	33.6	0.0 – 55.3	32.1	8.4 – 50.8	abs	
		HAd	38.1	11.8 – 72.1	33.5	0.0 – 59.0	25.6	9.9 – 42.7	abs	
		HCs	35.9	3.1 – 60.4	28.7	0.0 – 51.0	41.5	25.4 – 55.7	abs	
	2	HAd	61.2	27.5 – 89.4	4.5	0.0 – 48.2	22.2	0.0 – 46.2	abs	
		HCs	45.1	17.2 – 71.3	31.4	0.0 – 56.1	28.9	2.4 – 50.7	abs	
	3	HAs	40.2	17.5 – 65.0	33.1	0.0 – 58.3	32.6	9.5 – 49.6	abs	
Aug		HAd	33.4	8.7 – 56.0	33.4	0.0 – 57.4	40.0	17.7 – 58.8	abs	
		HCs	43.8	22.7 – 73.3	37.0	0.0 – 57.1	23.3	2.1 – 43.1	abs	
		HAs	32.1	6.5 – 72.1	25.0	0.0 – 42.0	23.9	3.0 – 36.3	18.9	0.0 – 44.0
	1	HAd	28.5	0.0 – 54.3	10.6	0.0 – 37.8	31.9	15.2 – 49.3	19.7	0.0 – 42.3
		HCs	29.1	1.2 – 57.0	3.8	0.0 – 34.0	37.8	15.8 – 55.8	5.0	0.0 – 41.6
		HAs	30.3	4.4 – 73.0	24.9	0.0 – 41.5	20.5	1.7 – 38.6	10.1	0.0 – 44.7
	2	HAd	33.5	4.3 – 71.3	28.9	0.3 – 41.7	22.3	2.2 – 35.2	26.7	0.0 – 44.4
		HCs	29.3	1.5 – 63.0	23.3	0.0 – 39.6	25.4	5.8 – 40.4	26.9	0.0 – 43.7
	3	HAs	30.3	4.4 – 73.0	24.9	0.0 – 41.5	20.5	1.7 – 38.6	10.1	0.0 – 44.7
		HAd	33.5	4.3 – 71.3	28.9	0.3 – 41.7	22.3	2.2 – 35.2	26.7	0.0 – 44.4
		HCs	29.3	1.5 – 63.0	23.3	0.0 – 39.6	25.4	5.8 – 40.4	26.9	0.0 – 43.7

Table 3.6 (continued)

Month	Site	Species	Leaf litter		Periphyton		SOM		Epiphyton	
			Mode	Percentile	Mode	Percentile	Mode	Percentile	Mode	Percentile
Oct	1	HAd	71.1	53.5 – 86.1	abs		28.9	13.9 – 46.5	abs	
		HAs	63.2	49.2 – 81.4	abs		36.8	18.6 – 50.8	abs	
		HCd	40.9	24.5 – 72.0	abs		59.1	28.0 – 75.5	abs	
		HCS	41.9	23.9 – 70.3	abs		58.1	29.7 – 76.1	abs	
	2	HAs	6.8	0.0 – 48.5	6.8	0.0 – 48.5	44.0	26.7 – 61.7	abs	
		HCd	29.2	1.6 – 49.6	4.7	0.0 – 43.6	55.2	33.7 – 74.4	abs	
	3	HAd	36.7	5.8 – 76.8	29.3	0.0 – 48.0	34.7	11.7 – 50.0	abs	
		HAs	38.5	0.1 – 65.6	28.4	0.0 – 50.1	40.4	18.2 – 57.4	abs	
		HCd	40.2	1.6 – 63.2	4.0	0.0 – 38.5	54.4	19.6 – 72.3	abs	
		HCS	27.6	0.0 – 68.1	4.2	0.0 – 37.2	61.7	12.8 – 79.2	abs	

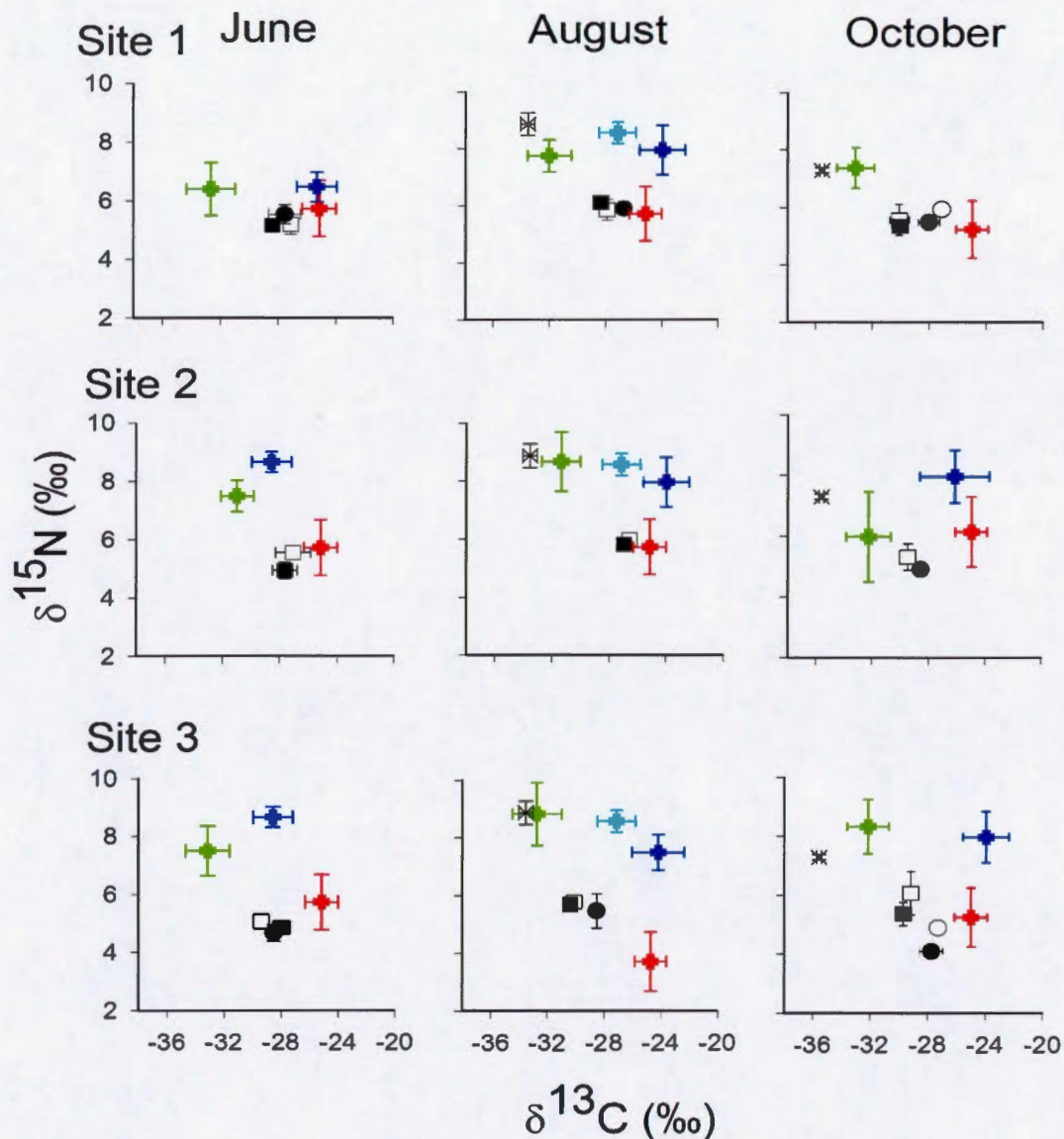


Figure 3.5 Carbon and nitrogen stable isotope compositions from potential food sources (after correction for fractionation) and of amphipods from the different groups sampled at the three sites of Lac Ferré in June, August and October 2010. *Red crosses* represent detritus leaves, *blue crosses* represent periphyton, *green crosses* represent SOM, *cyan crosses* represent epiphyton, *circles* represent *H. azteca* species A and *squares* represent *H. azteca* species C; signs are black for amphipods sampled in the shallow zone and white for amphipods sampled in the deep zone. Black crosses represent gastropods and "X" represent *Daphnia* sp., for comparison.

Table 3.7 Bayesian mixing model (SIAR) results for amphipods sampled from each site of Lake Neigette for each month in 2010. Percentiles show the 1st to 95th range of potential contribution. Sources with a necessary contribution (minimal potential contribution > 0%) in bold. Groups: *G. lacustris* from the shallow zone (GLs), *H. azteca* species A from the shallow zone (HAs) or the deep zone (HAd), *H. azteca* species B from the shallow zone (HBs), *H. azteca* species C from the shallow zone (HCs) or the deep zone (HCd), *H. azteca* species D from the deep zone (HDd). The mention "out" after the group name means that amphipods had isotopic compositions that were always completely outside of the mixing polygon created by the isotopic compositions of the food sources after correction for fractionation.

Month	Site	Group	Leaf litter		Periphyton		SOM	
			Mode	Percentile	Mode	Percentile	Mode	Percentile
June	1	HAd	10.2	0.0 – 39.5	44.0	13.3 – 66.3	43.1	9.2 – 69.6
		HAs	5.1	0.0 – 40.4	48.6	14.4 – 72.2	43.2	0.1 – 69.2
		HCd	out					
		HCs	4.2	0.0 – 41.2	61.0	18.4 – 86.6	35.6	0.0 – 59.8
	2	GLs	47.5	0.0 – 73.8	3.2	0.0 – 33.1	41.7	10.9 – 98.4
		HAd	3.2	0.0 – 28.7	9.1	0.0 – 45.4	82.2	32.0 – 94.7
		HAs	4.9	0.0 – 50.4	3.9	0.0 – 41.9	88.0	20.1 – 100.0
		HDd	7.1	0.0 – 37.3	3.9	0.0 – 37.8	85.6	34.6 – 96.8
Aug	1	HCd	3.2	0.0 – 42.4	4.6	0.0 – 72.5	90.9	11.0 – 100.0
		GLs	5.8	0.0 – 68.1	4.2	0.0 – 47.2	44.1	11.6 – 97.3
		HAd	40.7	8.5 – 61.8	5.0	0.0 – 33.3	49.9	30.1 – 65.1
		HAs	34.1	4.6 – 60.1	3.7	0.0 – 34.5	54.5	23.9 – 80.0
2		HBs	37.3	0.0 – 68.6	4.3	0.0 – 46.4	42.6	11.1 – 96.7
		GLs	30.6	12.5 – 52.4	5.1	0.0 – 40.9	60.8	21.8 – 75.0
		HAd	17.2	0.0 – 41.9	65.8	21.2 – 90.1	15.7	0.0 – 52.5
		HAs	23.7	4.1 – 35.2	10.5	0.0 – 49.6	63.8	36.0 – 75.3

Table 3.7 (continued)

Month	Site	Group	Leaf litter		Periphyton		SOM	
			Mode	Percentile	Mode	Percentile	Mode	Percentile
Aug	3	HAd	29.5	0.0 – 47.6	38.7	2.6 – 82.2	37.1	0.0 – 65.4
		HAs	1.9	0.0 – 15.1	30.8	0.0 – 52.2	63.2	48.1 – 88.1
		HCd	36.1	9.2 – 52.9	36.2	3.4 – 78.4	28.4	1.5 – 48.3
Oct	1	HAd	4.3	0.0 – 35.6	6.9	0.0 – 55.4	79.3	24.8 – 97.7
		HBs	out					
		HCs	out					
		HAd	3.3	0.0 – 32.5	65.5	22.4 – 87.9	32.4	11.3 – 50.9
	2	HAs	4.8	0.0 – 29.0	10.3	0.0 – 39.2	83.6	35.0 – 96.6
		HCs	out					
		HAd	2.6	0.0 – 29.2	67.4	20.9 – 94.2	27.1	0.0 – 61.9
		HAs	1.7	0.0 – 20.4	48.3	11.4 – 76.5	47.0	12.3 – 85.0
	3	HBs	out					
		HCd	2.8	0.0 – 19.9	48.2	23.3 – 96.5	42.4	0.1 – 69.1

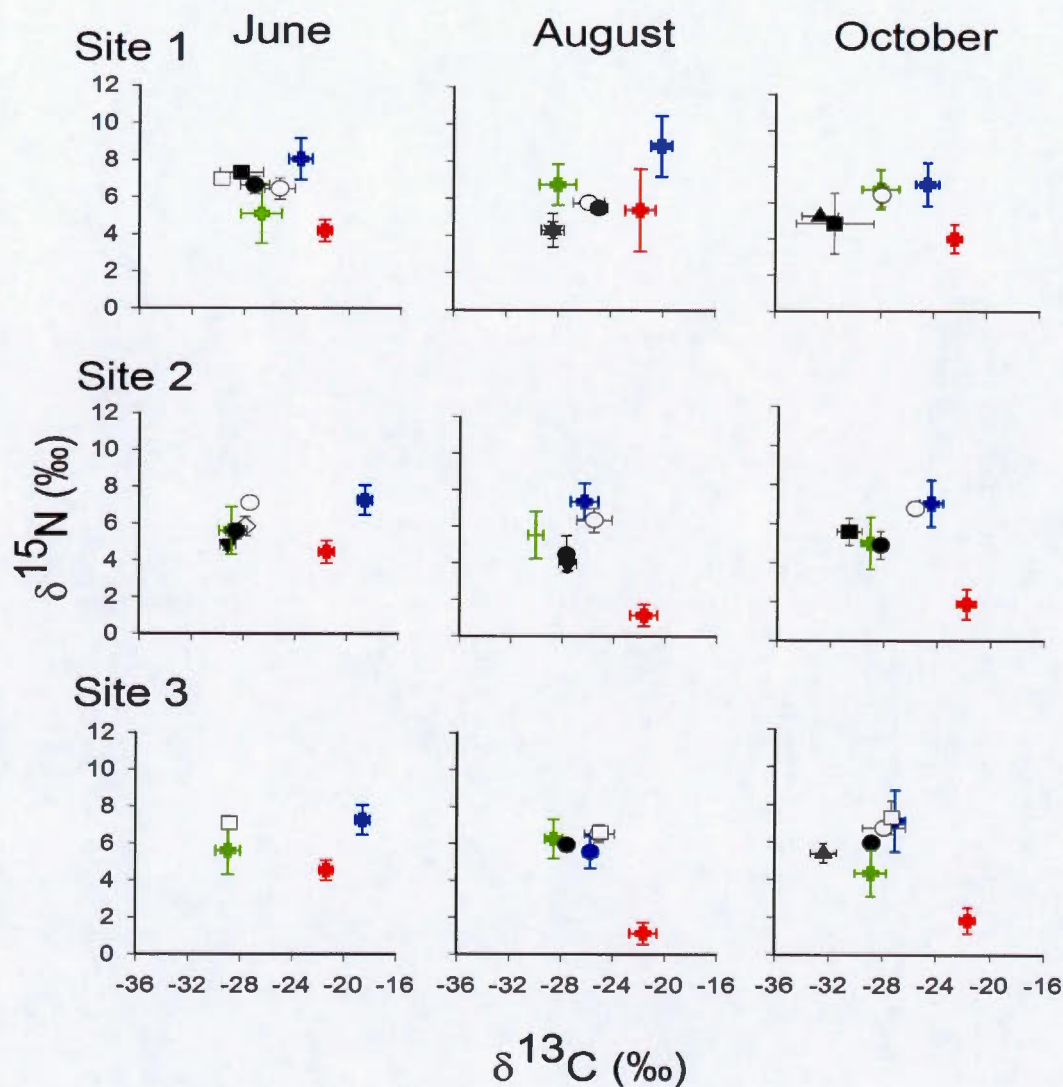


Figure 3.6 Carbon and nitrogen stable isotope compositions from potential food sources (after correction for fractionation) and of amphipods from the different groups sampled at the three sites of Lac Neigette in June, August and October 2010. Red crosses represent detritus leaves, blue crosses represent periphyton, green crosses represent SOM, circles represent *H. azteca* species A, triangles pointing up represent *H. azteca* species B, squares represent *H. azteca* species C, diamonds represent *H. azteca* species D and triangles pointing down represent *G. lacustris*; signs are black for amphipods sampled in the shallow zone and white for amphipods sampled in the deep zone. Black crosses represent gastropods and "X" represent *Daphnia* sp., for comparison.

3.5 Discussion

3.5.1 Isotopic compositions

This study showed that *H. azteca* amphipods from different species and/or sampled at different depths can have different, but also overlapping, isotopic compositions. This suggests that *H. azteca* amphipods can have diets and habitat utilization that sometimes differ and other times overlap. Significant differences in isotopic composition were found at Lake Ferré and Lake Neigette among amphipods from different species, but such differences were also observed among amphipods of the same species sampled at different depths; this latter situation was especially observed for amphipods from species A (Lake Neigette), species B and species D (Lake des Baies). This suggests that amphipods sampled at different depths could have different diets, but that these differences are not linked to trophic niche differences among species. *H. azteca* amphipods, at least in the case of species A, B and D, probably feed primarily on trophic resources that are available at the site where they occur; they do not seem to distribute in their environment depending on the food present. This result suggest that amphipods from the complex are probably opportunistic omnivores that can feed on a variety of foods, as suggested for the *H. azteca* amphipods in general by previous studies (Embody, 1911; Hargrave, 1970b) and for species B and C of the complex in chapter 2 of the present thesis. The ability to feed on various types of food is often considered a crucial advantage enabling Gammaridean amphipods like *H. azteca* to persist and colonize new and variable habitats (Schwartz, 1992; MacNeil *et al.*, 1997).

For Lake des Baies and Lake Neigette, small differences, not always significant but constant among months, were also observed for $\delta^{13}\text{C}$ among amphipods from a same species sampled at different depths; amphipods sampled in the shallow zone tended to have higher $\delta^{13}\text{C}$ values than amphipods from the same species sampled in the deep zone of the site. These differences seem too small to be associated with different diets; they rather suggest that amphipods from different depths might have been feeding on a food source that had an isotopic composition that can vary spatially or with depth. In freshwater systems, this is a situation that is at least known to occur for periphyton because its $\delta^{13}\text{C}$ value can be directly related to light intensity and algae metabolism, two factors that also vary with depth (Hecky and Hesslein, 1995; MacLeod and Barton, 1998; Syväranta *et al.*, 2006). Since these small isotopic differences were maintained throughout the months, this also suggests that amphipods from these lakes probably did not migrate frequently between the deep and the shallow zones, or else amphipods from both zones would have more overlapping isotopic compositions. This means that amphipods from these two habitats might be more or less isolated from each other, even on a short distance of few meters. On the contrary, for Lake Ferré, variation of the isotopic composition of amphipods from a same species with depth may not be observed at sites 1 and 3 because amphipods from species C sampled in the shallow zone might be in fact recent migrants from the deep zone, where they were found in high densities in the characeae community; at least a thousand amphipods were sampled each time for the deep zone of this lake compared to about a hundred amphipods in the shallow zone, making the random migration of individuals from the deep zone toward the shallow zone more likely (K. Dionne, unpublished data). A similar situation might have occurred in Lake des Baies and Lake Neigette when species that were not present or rare at one site in some months were common in other months, although it is not clear if these species were occupying nearby habitats that we did not sample when they were not found.

Significant variations among months in the isotopic compositions of some amphipod groups were also detected for all lakes. Amphipods from different species and/or sampling depths had overlapping isotopic compositions in some months and isotopic compositions that differed in other months. This may happen because the quality and the quantity of food sources available vary throughout the year in lakes (Bohman, 2005; Bjelke *et al.*, 2005). For instance, in the lakes of the region, periphyton is a food source that is mostly available to invertebrates during summer (June through September). Terrestrial leaf litter is almost always present throughout the year in lakes of the region, but is most abundant when it falls from the trees of the riparian zone in autumn (September through November) (Dionne *et al.*, 2014). Also, in Lake Ferré and Lake Neigette, macrophyte communities were not as developed in June as they were in August and in October. It is possible that when some food sources or refuges are not available, amphipod groups feed on the same food sources because they feed on what is available; when other food sources become available, some of them might begin to exploit them instead and then differ in isotopic composition from amphipods that continue to feed on the previous food.

3.5.2 Diet of amphipods

Using SIAR, we calculated the potential relative contribution of each food sources in the diet of each group of *H. azteca* amphipods from each lake. For Lake des Baies, we found that leaf litter was an important diet component of all *H. azteca* amphipods from site 1 during all months. For the month of June, this is a result consistent with results reported in chapter 2 of the present thesis, that showed that amphipods from species B sampled in the shallow zone of Lake des Baies in early June had isotopic compositions that were closer to those of amphipods that were fed experimentally during one month on conditioned leaves. Even though leaves are

mainly brought to lakes of the region when they fall from deciduous trees in autumn, leaf components can be used throughout the year depending on leaf species and on the state of their conditioning (colonization and exploitation processes by microbial communities) (Bohman, 2005; Bjelke *et al.*, 2005). For site 2, *H. azteca* amphipods from species B probably had a diet comprised mostly of periphyton and detrital leaves in June. Periphyton and SOM had overlapping isotopic compositions at this site, but SOM contained mostly detrital coniferous needles, a food with a high lignin content that would be tougher to shred for *H. azteca* amphipods than other foods available in the lake. It is more likely that amphipods fed on periphyton, as it is usually an easy food to shred for them, with a high nutritive value as its components (i.e., microscopic algae, bacteria and fungi) are highly digestible (Hargrave, 1970b; Anderson and Cummins, 1979; Bowen, 1987).

According to mixing models, amphipods from all groups from Lake Ferré were mostly feeding during all months on a mix of terrestrial leaf litter, SOM and to a lesser extent periphyton. This is a surprising result for this lake because *H. azteca* amphipods were found living in high densities in the characeae community of the littoral zone. *H. azteca* amphipods commonly feed on epiphyton growing on these macrophytes in other systems (Hargrave, 1970b, c), so we expected a trophic contribution of this food source at least in August when characeae communities were the most developed in this lake. However, Kielstra (2014) observed that *H. azteca* amphipods were more numerous in lakes at sites that are near sources of terrestrial leaf litter, even when these amphipods were living in macrophyte communities. This could mean that terrestrial leaf litter could be a preferred food source for amphipods. In this context, it is possible that amphipods mainly use macrophytes as refuges from predators.

For Lake Neigette, mixing models suggested that SOM was often an important component of amphipod diets, although diets were more variable among amphipod groups for this lake. Lake Neigette offered a diversity of habitats to amphipods compared to the other lakes of our study; sites from Lake Ferré were more homogenous and similar among them and most sites of Lake des Baies did not have developed macrophyte communities during the open-water season. Food can act both as a nutriment source for amphipods but also as a habitat and a refuge against predators (Duffy and Hay, 1991). So the more heterogeneous environment of Lake Neigette might offer more opportunities for amphipods to distribute differently within sites and feed on foods with different stable isotope compositions.

SIAR often suggested large ranges of potential contributions for each potential food. This suggests that some factors could impede SIAR to give better estimates. First, there was sometimes a high spatiotemporal variability in the isotopic compositions of food sources, especially for epilithon. Even though we tried to sample food sources both in the shallow and the deep zones of each site, it is possible that the food elements we included in our mixing models did not always reflect the isotopic variability of the food sources available to amphipods in lakes. Variability in the isotopic compositions of potential food sources and animals are often reported for lakes (Syväranta, Hämäläinen et Jones 2006; Solomon et al. 2011). Among food sources, as mentioned previously, the isotopic composition of periphyton can vary spatially and seasonally, especially for $\delta^{13}\text{C}$, depending on light intensity and algae metabolism (Hecky and Hesslein, 1995; MacLeod and Barton, 1998; Syväranta *et al.*, 2006). Leaves usually have isotopic compositions less variable at least for $\delta^{13}\text{C}$ because the carbon source of trees is the well-mixed atmospheric CO_2 ; however, $\delta^{15}\text{N}$ of leaf litter can increase with the level of colonization of leaves by microbes (Fellerhoff *et al.*, 2003; France, 2011). Secondly, it is also possible that amphipods

from different species or different cohorts had different fractionation factors on the food sources. In our study, we assumed that all amphipods from a same lake would have similar fractionation factors. However, each lake had multiple cryptic species; also, amphipods from each month came from different cohorts, and these cohorts might have different nutritive requirements because they invest differently their energy on growth or on reproduction (Dionne, 2009; Dionne *et al.*, 2014). Amphipods from different species or cohorts could have physiological differences among them or selectively feed on different components of their foods depending on their different nutritive requirements. This could especially affect results from Lake Neigette since we did not use fractionation factors specifically measured from amphipods from this lake. For SOM, we used the same fractionation factors than for periphyton because we assumed that amphipods had similar assimilation efficiencies on these foods. However, although they are not always stated explicitly, these limitations in the use of specific fractionation factors for each species, cohort and food element are common in trophic studies involving stable isotopes (Yokoyama *et al.*, 2005; Caut *et al.*, 2009); they should nonetheless be solved to allow better resolutions of mixing models in future studies of the diets of species as close as cryptic species (Spence and Rosenheim, 2005; Bond and Diamond, 2011).

For Lake des Baies and Lake Neigette, some amphipod groups had isotopic compositions that fell outside of the mixing polygon, suggesting that we probably did not sample one or more of the food sources on which these amphipods were feeding. In some cases, it is possible that one of these food sources could be derived from the primary production of the pelagic zone of the lakes. Although we did not directly sample phytoplankton, we sampled zooplankton from the genus *Daphnia* when it was present. Assuming they have similar fractionation factors than amphipods on phytoplankton, the isotopic composition of these pelagic feeders should be a good

estimate of the isotopic composition of amphipods if they were feeding on this food. Results show that all amphipods from Lake des Baies were more enriched in ^{13}C than *Daphnia*, suggesting they might not have shared similar diets. *Daphnia* were not available during our sampling at Lake Neigette; however, comparisons of the isotopic compositions of amphipods from this lake and *Daphnia* from other lakes suggest that phytoplankton could have been a plausible food for amphipods that had isotopic composition outside of the mixing polygons in October. For Lake Neigette, epiphyton growing on the characeae communities is also a potential food that could reasonably be a part of the diet of amphipods of this lake.

It is frequently reported from laboratory observations that *H. azteca* amphipods can feed on their own feces and on congeners (Embody, 1911; Hargrave, 1970c; Hargrave, 1976). Feces and cannibalism (or intraguild predation) are two potential food sources that are difficult to take into account into stable isotope mixing models. Since *H. azteca* amphipods have usually low absorption efficiencies on their foods (Hargrave, 1970c; Dionne *et al.*, 2014), feces are expected to have isotopic compositions close to the original food element that was ingested by amphipods, making coprophagy difficult to detect with stable isotopes if it occurs in the field. In the case of cannibalism, amphipods are feeding on organisms that have similar isotopic compositions than themselves. Since congeners usually have a high nutritive value (Simpson and Raubenheimer, 2012), cannibalism should result in minimal enrichment for $\delta^{13}\text{C}$ but in a high enrichment for $\delta^{15}\text{N}$. For the moment, it is unknown at which frequency coprophagy and cannibalism occur in the field; if they are frequent, they could complicate the interpretation of isotopic data for amphipods.

3.5.3 Niche partitioning and overlap

The large overlap or small differences observed in the isotopic compositions of co-occurring species suggest that *H. azteca* species do not need to exploit different trophic resources to persist together in the littoral zone of lakes during the open-water season. It is possible that *H. azteca* amphipods, especially those that have the greatest morphological differences among them, exhibit trade-offs in other aspects of their ecological niches that are not linked to the quality of their trophic resource and distribute accordingly in the littoral zone. Since lakes are very heterogeneous ecosystems, *H. azteca* species could occupy different microhabitats that differ not necessarily in the resources they provide and, therefore, could minimize direct competition between each other. This could explain why, like in other studies, there was often one species that was more frequent in one site or habitat than in others (Wellborn and Cothran, 2007; Dionne *et al.*, 2011). For example, in all lakes, amphipods from species B were always found on sandy sediments and never in macrophytes communities, and amphipods from species D from Lake des Baies were only found at site 3 of the lake, which is located in an isolated bay of the lake. The study presented in chapter 4 of the present thesis showed that the four *H. azteca* species of the present study have significant differences in body sizes among them; these morphological differences could be linked with differences in their ecological niche. Briefly, species D has on average the largest body size, followed by species B and species C; the body size of species A overlaps with the range of body sizes of all the other species. Wellborn (2002) has shown that *H. azteca* amphipods can exhibit a trade-off between antipredator adaptation and competitive ability: amphipods that have a large body size are better to acquire resources but are worst to evade fish predators than amphipods that have a small body size. A similar trade-off is also reported for species that have similar body sizes, but niche overlap seems common in that case (Wellborn and Cothran, 2007; Cothran *et al.*, 2013; Smith, 2013). However,

it is not clear at the moment if the antipredator adaptation–competitive ability trade-off could explain alone the coexistence of *H. azteca* species. Experiments in mesocosms have shown that no *H. azteca* species was able to invade a community when initially rare when conditions that usually favor this trade-off were present, suggesting that the coexistence of *H. azteca* species might not be stable, or at least may not depend on this trade-off alone (Cothran *et al.*, 2015).

Ultimately, trade-offs in more than two dimensions of their ecological niche could explain the coexistence of species having similar needs, especially in heterogeneous habitats that vary in space and time (Clark *et al.*, 2010; Edwards *et al.*, 2011). Such a situation could be favored in *H. azteca* communities by the fact that conditions in lakes vary both spatially and seasonally (Dionne *et al.*, 2011). For instance, the melting of the ice in the littoral zone in spring provides free habitats that could favor species that are good colonizers (Dionne *et al.*, 2011). Similarly, since *H. azteca* do not possess any resting stage capable of surviving in ice, it is possible that species have different reactions to the freezing of the littoral zone at the beginning of winter and that the dynamic of their interspecific competition changes when they retreat to their winter refuges in deeper parts of the lakes (Dionne *et al.*, 2011). *H. azteca* species could have different performances on different sediment types or different performances following the development of macrophyte communities during the year since they act as a support for periphyton development and as refuges from predators (Hargrave, 1970a; b). Similar trade-offs could happen when leaves fall in the lakes in autumn since leaves also play the role of food and refuges (Dionne, 2009). Also, insect larvae act as predators and competitors to amphipods (Wellborn, 1994; Smith, 2001; Wellborn, 2002; Rowell and Blinn, 2003). Since insect larvae experience high variations in their population densities during the year, it is possible that some *H. azteca* species could be favored when insect densities

are low and others when insect densities are high. Even though *H. azteca* communities can be relatively stable during the open-water season (Dionne *et al.*, 2011), such variation in environmental conditions could allow different species to be favored at different moments of the year, especially in the most variable habitats (Wiens, 1977).

Species were often found co-occurring at a given site even though one species was often more frequent than others. Species persist together for periods of time long enough to allow their tissues to reflect the isotopic composition of a common food resource. If *H. azteca* species do coexist via trade-offs in their ecological niches, this situation could reflect the random migration of the rarer species from their preferred habitats to the sites we sampled. If this is the case, it is possible that the morphological similarity of these species lowers fitness differences between species enough to prevent the competitive exclusion of a species (McPeck and Gomulkiewicz, 2005; Leibold and McPeck, 2006). Cothran *et al.* (2013) and Smith (2013) have suggested that fitness-equalizing mechanisms may be especially important to explain the habitat overlaps between *H. azteca* species from the same ecomorph. This suggests that equalizing mechanisms could be particularly important to explain the co-occurrences of species A, B and C of our study because they had the closest body sizes (chapter 4 of the present thesis). It is unknown at the moment if other less similar species of the complex exhibit enough morphological similarity to exhibit neutral dynamics under certain circumstances.

It is also possible that the periods when food resources could limit *H. azteca* densities are not long enough to allow the competitive exclusion of one species by another. Competition for food resources should have the greatest impact on amphipod

populations at least at two moments of the year: when total amphipod density is high in the littoral zone (in autumn, before a fast decline due to the end of the reproduction period and the migration of amphipods to the deeper parts of the lakes due to the incoming winter conditions) or when resources availability is low in the littoral zone (Dionne, 2009). Because species of the complex probably have similar fitnesses, the exclusion of one species from an habitat, either by competitive exclusion or by ecological drift, could take more time to occur than the duration of these events during the open-water season. Alternatively, it is also possible that food resources rarely limit population densities of *H. azteca* amphipods in the littoral zone of lakes, preventing competition on the resource axis of their ecological niche. Apparently, amphipods from the complex are able to satisfy their nutritive needs on a variety of food sources (Hargrave, 1970a; Dionne, 2009; chapter 2 of the present thesis). While varying in nutritive quality, food sources like periphyton, tree leaves and microbial biofilms, to name a few, are abundant in the littoral zone of lakes during most of the open-water season (Dionne, 2009). It is possible that other factors limit the amphipod species densities before the abundant food sources can limit the production of amphipods. Among these potential factors, predation (from fish or other invertebrates) is often considered to play a key role in structuring benthic invertebrates in lakes and in limiting invertebrate densities in the littoral zone (Wellborn *et al.*, 1996). This may be especially true for *H. azteca* amphipods since, despite differences in predation risks among species, they are eaten in great number by fish and/or insect predators (Wellborn, 1994; 2002; Cothran *et al.*, 2015).

3.6 Conclusion

Our results show that *H. azteca* amphipods from different species sometimes had $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values and habitat uses that greatly overlapped and other times differed. Since differences were often observed for amphipods of the same species sampled at different depths, this suggests that *H. azteca* amphipods could mainly feed on resources that are available at the site where they occur rather than distribute within a lake depending on the presence of a specific resource, and that competition for resources is probably, most of the time, not an important process explaining amphipods distribution within lakes. We compared the isotopic compositions of amphipods with potential foods, but the *in situ* diet of each species remains most of the time unclear and imprecise. More information on the variation of isotopic fractionation factors among amphipod species and cohort on different foods and on the importance of the cannibalism/intraguild predation and coprophagy habits of amphipods will be necessary to have a more precise idea of what *H. azteca* amphipods eat in the field and in which proportions. For the moment, our results are congruent with other observations suggesting that *H. azteca* amphipods are probably highly omnivorous.

3.7 Acknowledgements

We thank Laurence Paquette, Michèle Pelletier-Rousseau, Hubert Philippon, Mirana Rakotomanga, Félix St-Pierre and Marion Trudel for their help during fieldwork and/or samples preparation, Jonathan Gagnon for the stable isotope analyses, Mélanie Simard for the DOC concentrations measurements and Roland Vergilino for his advice for the molecular analyses. We thank the Réserve faunique Duchénier for the

access to Lake des Baies. This work was supported by a grant to CN and by scholarships to KD from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada and from EnviroNord. This study is a contribution to the research program of the Centre d'études nordiques and the Centre de la science de la biodiversité du Québec. The field sampling and analyses described herein comply with the current laws of Canada.

CHAPITRE IV

ARE CRYPTIC SPECIES COMMUNITIES EXPLAINED BY SPATIAL, ENVIRONMENTAL OR BIOTIC PROCESSES?

Kaven Dionne¹, Dominique Gravel², Roland Vergilino³, Nicolas Mouquet⁴, France Dufresne² et Christian Nozais²

Manuscrit en préparation pour soumission à *Ecology Letters*

¹ Université du Québec à Rimouski, Département de biologie et Centre d'études nordiques, 300 Allée des Ursulines, Rimouski, QC, Canada, G5L 3A1

² Université du Québec à Rimouski, Département de biologie, chimie et géographie, 300 Allée des Ursulines, Rimouski, QC, Canada, G5L 3A1

³ Université de Montréal, Pavillon Marie-Victorin, 90 Rue Vincent d'Indy, Montréal, QC, Canada, H2V 2S9

⁴ Institut des Sciences de l'Évolution, UMR 554-CNRS, Université de Montpellier II, Place Eugène Bataillon, CC065, 34095 Montpellier Cedex 05, France

Contribution des auteurs (initiales)

Récolte des données : KD, CN

Analyse des données : KD, RV

Interprétation des résultats : KD, DG

Rédaction du manuscrit : KD

Commentaires et correction du manuscrit : CN, DG, RV, FD, NM

Financement : CN, FD

4.0 Résumé

Les communautés sont structurées à des échelles spatiales et temporelles multiples par des procédés liés à la spéciation, la niche écologique, la dérive écologique et la dispersion. Il est souvent difficile d'identifier quels procédés sont impliqués dans la formation et la dynamique des communautés car des procédés différents peuvent interagir et peuvent produire des communautés ayant des compositions en espèces similaires. Parce qu'elles ont des phénotypes similaires, il est souvent supposé que les espèces cryptiques sont écologiquement équivalentes. Pour cette raison, elles pourraient constituer de bons modèles pour étudier le rôle des procédés liés à dérive écologique et à la dispersion dans la dynamique des communautés. Le but de la présente étude était de déterminer l'importance relative des facteurs spatiaux, environnementaux et biotiques pour expliquer la composition des communautés d'amphipodes du complexe d'espèces cryptiques *Hyaletta azteca* à une échelle régionale. En utilisant une approche de partitionnement de variation, nous avons examiné la variation dans la composition en espèces qui était attribuable aux conditions environnementales et à la structure spatiale dans un jeu de 64 communautés provenant de lacs différents. Nous avons aussi vérifié si les associations des espèces pouvaient être classifiées comme étant positives, négatives ou aléatoires en utilisant des analyses de co-occurrence sur des paires d'espèces. Nous avons trouvé que les communautés d'amphipodes *H. azteca* sont faiblement mais significativement affectées par les conditions environnementales et par la structure spatiale. La compétition et la prédation par les poissons n'étaient probablement pas importants pour expliquer la présence ou l'absence des espèces dans les lacs de la région étant donné que les plupart des associations d'espèces ont été classées comme étant aléatoires par un modèle probabiliste. Le fait qu'il y ait un niveau élevé de variation qui restait inexpliquée suggère que des procédés comme le tri des espèces et le déclin de la similarité des communautés en fonction de la distance géographique ont joué des rôles modestes pour modéliser les communautés de la région; les facteurs environnementaux et les événements historiques non-structurés spatialement et la dérive écologique à l'intérieur des lacs avaient probablement des rôles plus importants.

4.1 Abstract

Communities are structured at multiple spatial and temporal scales by processes linked to speciation, ecological niches, ecological drift and dispersal. It is often difficult to identify the processes involved in the formation and in the dynamic of communities because different processes can interact and result in communities that have similar species compositions. Because of their similar phenotypes, cryptic species are often assumed to be ecologically equivalent. For this reason, they seem to be good models to study the role of processes linked to ecological drift and dispersal in the dynamic of communities. The aim of the present study was to determine the relative importance of spatial, environmental and biotic processes to explain the composition of cryptic species communities of *Hyaella azteca* amphipods at the regional scale. Using a variation partitioning approach, we examined the variation in species composition attributable to environmental conditions and spatial structure in a set of 64 lake communities. We also verified if species associations could be classified as positive, negative or random using a pairwise analysis of co-occurrence approach. We found that *H. azteca* cryptic species communities were weakly but significantly affected by environmental conditions and spatial structure. Competition and predation from fish were probably not important to explain the presence or the absence of species in the lakes of the region as most species associations were classified as random by a probabilistic model. The fact that an important level of variation in communities remained unexplained suggests that processes like species sorting or decay of communities' similarity with geographic distance had small roles in shaping the communities of the region; non-spatially structured environmental factors, historical events and local ecological drift were probably more important.

4.2 Introduction

Communities are structured at multiple spatial and temporal scales by processes linked to speciation, ecological niches, ecological drift and dispersal (Vellend, 2010; Legendre and Legendre, 2012). Speciation is the ultimate source of biodiversity for a community since it refers to the creation of new species via ecological or sexual selection or genetic drift (Lande, 1981; Coyne, 1992; Nosil, 2012). The ecological niche of a species refers to the resource and environmental requirements that must be fulfilled for a species to colonise and persist at a site; it also refers to the impacts of the species on its environment when it exploits resources (Leibold, 1995; Chase and Leibold, 2003). Ecological drift refers to stochastic changes in species' abundances that are linked to demographic processes in their populations (births and deaths) (Hubbell, 2006; Adler *et al.*, 2007). Dispersal refers to the movement of organisms away from the site where they were produced (Nathan, 2001; Limolano *et al.*, 2010); it allows species to colonize new habitats and enables communities more or less isolated to be connected in metacommunities (Leibold *et al.*, 2004, Holyoak *et al.*, 2005). Species are added to communities via speciation and dispersal, and their relative abundances are then modified by processes linked to ecological niches, drift and dispersal (Vellend, 2010). At the regional scale, species can distribute differently among communities depending on their ability to perform under different environmental conditions (the species sorting perspective of Leibold *et al.* (2004) and Holyoak *et al.* (2005)) or because the presence of barriers slows or stops the dispersal of individuals (Soininen *et al.*, 2006). Communities can also experience a decay of similarity in their species compositions with increasing geographic distance among sites. It can be due to differences in environmental conditions (i.e. sites that are nearer have more similar environmental conditions than sites that are farther apart) or because of the increasing dispersal limitations of species *per se* with geographic distance (Nekola et White, 1999; Soininen *et al.*, 2006). It is

often difficult to identify the processes involved in the formation and the dynamic of communities because different processes can interact and result in communities that have similar species compositions (Vellend, 2010; Logue *et al.*, 2011). For this reason, simpler systems where the influence of one or more processes is well-known would be useful to understand the influence of the other processes on the dynamic of communities.

Cryptic species seem to be good models to study the role of processes linked to ecological drift and dispersal in the dynamic of communities (McPeck and Gomulkiewicz, 2005, Leibold and McPeck, 2006). Cryptic species are so morphologically similar that they are often only distinguished by using molecular analyses (Sáez and Lozano, 2005; Bickford *et al.*, 2007). Because of their similar phenotypes, it is often assumed that cryptic species might have similar fitnesses and might be ecologically equivalent (Leibold and McPeck, 2006). Trade-offs associated with different ecological niches are usually associated with phenotypic adaptations helping species to exploit differently the resources of their environment (Schluter and McPhail, 1992; Grant and Grant, 2006). The apparent lack of such phenotypic differences among cryptic species suggests that these species might have niches that highly overlap and that their communities might be primarily subjected to ecological drift (McPeck and Gomulkiewicz, 2005; Leibold and McPeck, 2006). If it is the case, their association in communities at the regional scale should be mainly affected by ecological drift and spatial processes and less by local environmental conditions or biotic processes (competition, predation, mutualism, parasitism).

Hyaella azteca (Saussure, 1858) is a cryptic species complex of freshwater amphipods found in lentic habitats all over North America, Central America and

northern South America (Hogg *et al.*, 1998; Witt and Hebert, 2000; Gonzalez and Watling, 2002; Wellborn and Broughton, 2008). Many species of the complex are found living together in the littoral zone of lakes (Wellborn and Cothran, 2007; Dionne *et al.*, 2011). Different spatial distributions of species within lakes were reported and are probably linked with predation risk and habitat types (Wellborn and Cothran, 2007; Cothran *et al.*, 2013; Smith, 2013). However, high overlap and variation in the habitat use of some species of the complex are also reported, suggesting an overlap in at least some aspects of their ecological niches (Dionne *et al.* 2011; Smith, 2013; chapter 3 of the present thesis). To date, the distribution of the species of the complex among lakes is not well understood (Witt and Hebert, 2000, Wellborn and Broughton, 2008). At the regional scale, amphipods from the complex seem to be weak dispersers among lentic habitats (Zickovich and Bohonak, 2007; Stutz *et al.*, 2010). They are passive dispersers that disperse via streams and probably depend on semi-aquatic mammals and birds to disperse overland (Peck, 1975; Daborn, 1976; Swanson, 1984; Bilton *et al.*, 2001). However, they might be good colonisers as a single gravid female has reasonably high probability to establish a new population when it arrives in new habitats (Wellborn and Capps, 2013).

The present study aimed at determining the relative importance of spatial, environmental and biotic processes to explain the composition of cryptic species communities of *Hyaletta* amphipods at the regional scale. Specific questions we asked were: Is there a species sorting by the environmental conditions among lakes, suggesting an important role for niche-related processes? Is there a decay of communities' similarity with increasing geographic distance among lakes, suggesting important roles for ecological drift and dispersal limitation? To reach our goal, we examined the variation in species composition attributable to environmental conditions and spatial structure in a set of 64 lake communities using a variation

partitioning approach. Using a pairwise analysis of co-occurrence approach, we also verified if species associations (amphipods with themselves and with fish predators) could be classified as positive, negative or random. The presence of morphological differences among species of the complex was also verified; we hypothesize that the association of species will tend to be more random for species that are more morphologically similar because of neutral processes.

4.3 Material and methods

4.3.1 Amphipods collection

Amphipods were collected in June 2011 and 2012 in the littoral zone of 64 lakes located in Eastern Quebec, Canada (Fig. 4.1, Table 4.1). Since lakes of this region were probably colonized by amphipods of the complex after the last glaciation of the Pleistocene (Witt and Hebert, 2000), it is also assumed that neutral speciation processes had a minimal influence in the appearance of new species in amphipod communities of the study region. By collecting amphipods only in June, we ensured that only one generation of amphipods was sampled (Dionne, 2009; Dionne *et al.*, 2014). In each lake, amphipods were collected on a linear distance of 10 m at a water depth of 30 cm by suspending the benthos into the water with the feet and by sweeping a dip net (500 μm mesh size) into the suspended sediments. Then, the content of the net was emptied into a white tray containing lake water to sort amphipods from the sediments with a transfer pipet; when necessary, we repeated these steps until at least 30 amphipods were collected. Amphipods were preserved in 95% ethanol in scintillation vials until morphological and molecular analyses.

Figure 4.1 Map of the locations of the 64 lakes sampled in Bas-Saint-Laurent and Gaspésie (Eastern Quebec, Canada). Pie charts represent the fractions of each amphipod species in the communities of the study region as determined for each lake for 30 individuals (species A= blue, species B= red, species C= green, species D= purple, *Gammarus lacustris*= cyan). The number next to a pie chart is the number of the lake where the amphipods were sampled.

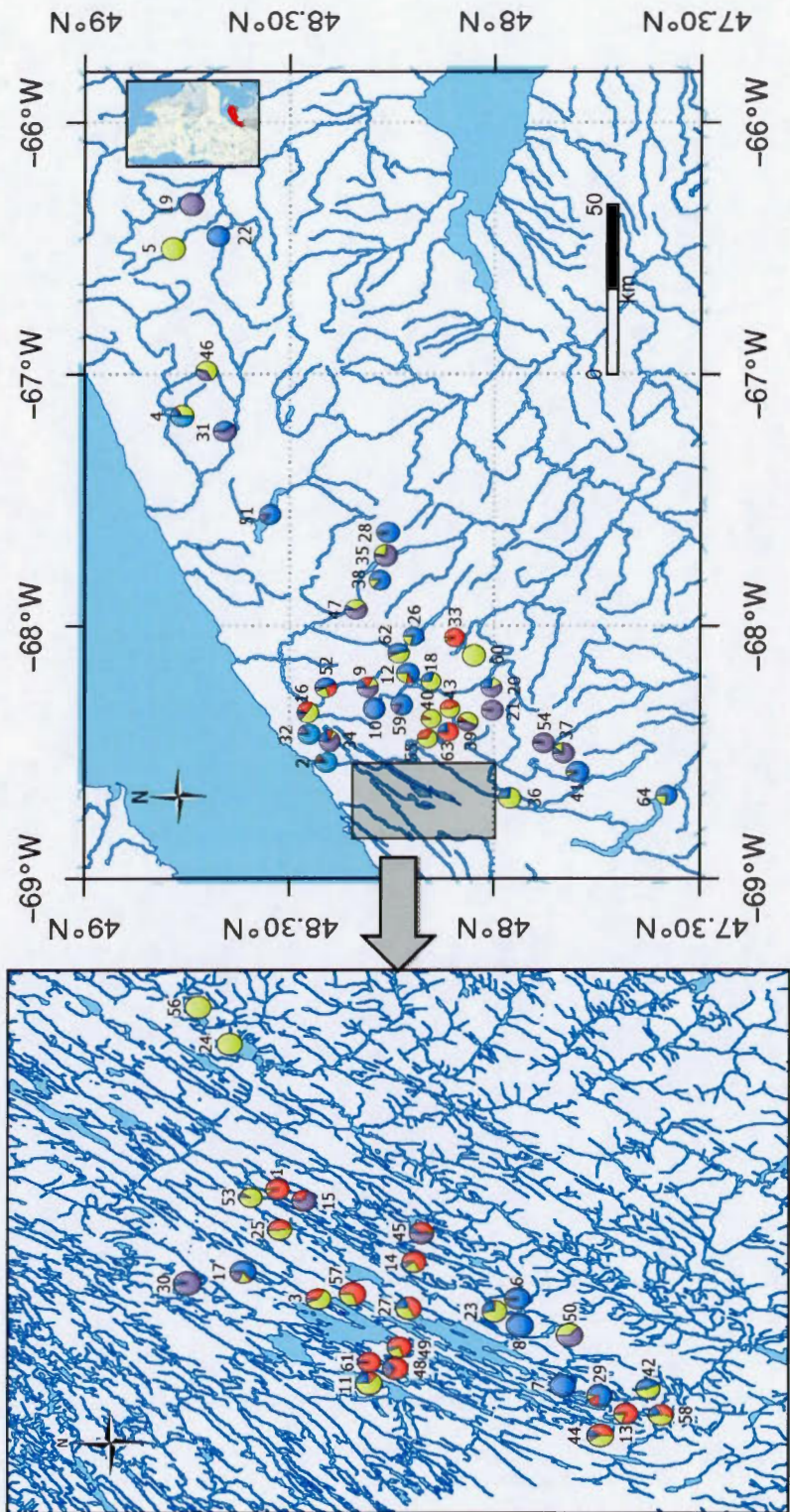


Table 4.1. Coordinates, drainage basin and physicochemical parameters of each lake sampled in Bas-Saint-Laurent and Gaspésie (Eastern Quebec, Canada) (OM = organic matter). (Cond = $\mu\text{S cm}^{-1}$, DOC = mg L^{-1} , Chl a = mg m^{-3} , TP = $\mu\text{mol L}^{-1}$, TOCS = mg of organic matter per mg of sediment)

#	Name	Latitude	Longitude	Drainage basin	D _s	pH	Cond	DOC	Chl a	TP	TOCS
1	Bébé	N48°12'28"	W68°32'52"	Rimouski	0.37	7.6	202.4	5.03 ± 0.04	0.5	5.8 ± 0.1	0.24 ± 0.13
2	Bellavance	N48°25'04"	W68°27'07"	Rimouski	0.22	8.5	235.7	4.92 ± 0.01	4.4	6.4 ± 0.2	0.02 ± 0.00
3	Blanc	N48°10'43"	W68°39'00"	Rimouski	0.35	6.8	110.1	4.02 ± 0.01	1.1	7.2 ± 0.0	0.03 ± 0.01
4	Bonafeul	N48°45'51"	W67°09'48"	Matane	0.13	8.0	65.6	7.56 ± 0.06	3.4	7.0 ± 0.2	0.46 ± 0.06
5	Bonjour	N48°44'34"	W66°48'03"	Matane	0.37	7.7	21.0	2.00 ± 0.01	1.4	5.7 ± 0.3	0.01 ± 0.01
6	Brillant	N48°05'43"	W68°38'43"	Rimouski	0.22	7.6	196.4	6.21 ± 0.04	1.1	4.9 ± 0.1	0.36 ± 0.04
7	Caribou	N48°04'16"	W68°42'00"	Rimouski	0.82	7.4	79.0	7.70 ± 0.03	2.0	6.7 ± 0.3	0.30 ± 0.26
8	Carré	N48°05'44"	W68°39'05"	Rimouski	0.70	7.9	168.4	5.87 ± 0.04	1.7	5.1 ± 0.1	0.75 ± 0.02
9	Chic-chocs	N48°16'05"	W68°19'48"	Rimouski	3.30	7.9	129.7	4.52 ± 0.05	2.0	6.8 ± 0.0	0.02 ± 0.00
10	Chicdos	N48°15'55"	W68°21'13"	Rimouski	1.70	7.9	92.1	3.97 ± 0.02	2.1	7.0 ± 0.1	0.03 ± 0.00
11	Cossette	N48°09'14"	W68°42'30"	Rimouski	18.04	7.7	101.7	4.50 ± 0.03	1.0	7.1 ± 0.0	0.02 ± 0.00
12	Côté	N48°07'34"	W68°11'30"	Rimouski	6.55	6.9	113.2	4.19 ± 0.01	2.1	4.9 ± 0.0	0.24 ± 0.37
13	Croche	N48°03'23"	W68°44'05"	Rimouski	2.98	7.4	83.9	7.05 ± 0.00	0.9	7.3 ± 0.2	0.02 ± 0.00
14	Croisé	N48°07'53"	W68°38'15"	Rimouski	0.76	7.4	77.5	7.56 ± 0.01	3.5	3.9 ± 0.1	0.67 ± 0.18
15	Culotte	N48°11'40"	W68°33'32"	Rimouski	1.12	7.7	164.0	5.68 ± 0.04	2.3	5.9 ± 0.4	0.67 ± 0.07
16	Desrosiers	N48°26'47"	W68°23'39"	None	1.13	7.5	110.7	2.94 ± 0.01	1.0	6.3 ± 0.1	0.01 ± 0.00
17	Dugas	N48°12'43"	W68°37'41"	Rimouski	0.66	7.1	169.1	4.38 ± 0.07	1.4	5.0 ± 0.2	0.04 ± 0.01
18	Dumont	N48°05'06"	W68°12'56"	Matapédia-Ristigouche	1.01	8.3	112.2	3.52 ± 0.01	2.6	6.2 ± 0.0	0.02 ± 0.01
19	Dunière	N48°42'39"	W66°43'51"	Cap-Chat	0.09	7.6	210.9	3.47 ± 0.02	20.1	6.8 ± 0.1	0.36 ± 0.01
20	Épinette noire	N48°00'22"	W68°17'57"	Madawaska	0.76	7.7	107.6	11.32 ± 0.03	2.5	7.2 ± 0.1	0.04 ± 0.00
21	Épinette rouge	N48°00'31"	W68°18'36"	Madawaska	0.70	8.1	146.1	5.30 ± 0.01	1.7	6.9 ± 0.1	0.02 ± 0.00
22	Étang à la truite	N48°40'48"	W66°29'48"	Matane	9.17	8.3	128.4	4.63 ± 0.02	1.5	6.3 ± 0.5	0.01 ± 0.01
23	Étroit	N48°06'08"	W68°38'58"	Rimouski	0.89	7.8	182.6	5.65 ± 0.00	1.7	4.7 ± 0.1	0.30 ± 0.20
24	Ferré	N48°13'39"	W68°29'06"	Rimouski	4.28	7.9	193.3	3.60 ± 0.01	1.1	6.4 ± 0.2	0.01 ± 0.01
25	France	N48°12'02"	W68°34'60"	Rimouski	0.90	7.6	105.6	5.85 ± 0.02	2.3	6.8 ± 0.1	0.02 ± 0.01

Table 4.1 (continued)

#	Name	Latitude	Longitude	Drainage basin	D _s	pH	Cond	DOC	Chl <i>a</i>	TP	TOCS
26	Grand lac Kedgwick	N48°06'19"	W68°06'27"	Matapédia-Ristigouche	11.83	7.9	134.3	5.52 ± 0.03	1.5	5.1 ± 0.0	0.02 ± 0.00
27	Grand lac Touradi	N48°08'46"	W68°39'05"	Rimouski	138.40	7.6	112.9	4.04 ± 0.01	1.8	4.5 ± 0.1	0.02 ± 0.00
28	Gros ruisseau	N48°09'42"	W67°50'58"	Matapédia-Ristigouche	1.13	7.4	89.8	8.24 ± 0.05	1.1	5.4 ± 0.2	0.37 ± 0.04
29	Grosses truites 1	N48°03'21"	W68°43'28"	Rimouski	2.56	7.8	148.9	8.04 ± 0.02	1.6	7.4 ± 0.1	0.02 ± 0.02
30	Inconnu	N48°14'39"	W68°37'52"	Rimouski	0.05	7.5	158.7	4.23 ± 0.03	1.6	7.7 ± 0.1	0.80 ± 0.02
31	John	N48°44'10"	W67°11'49"	Matane	0.12	7.6	107.2	4.05 ± 0.01	1.9	7.3 ± 0.1	0.35 ± 0.03
32	À Gasse	N48°25'47"	W68°26'03"	None	0.45	9.4	164.9	3.62 ± 0.03	2.8	7.0 ± 0.0	0.03 ± 0.01
33	À John	N48°02'28"	W68°07'55"	Matapédia-Ristigouche	1.28	7.4	48.9	4.26 ± 0.01	1.4	4.8 ± 0.1	0.05 ± 0.00
34	À l'Anguille	N48°26'24"	W68°24'43"	None	5.90	8.2	161.5	3.96 ± 0.02	2.5	6.6 ± 0.0	0.03 ± 0.00
35	De l'Ouest	N48°10'50"	W67°50'35"	Matapédia-Ristigouche	1.32	7.5	66.0	4.83 ± 0.03	1.8	5.6 ± 0.1	0.21 ± 0.01
36	Des Aigles	N47°59'13"	W68°40'41"	Madawaska	31.25	7.7	199.0	5.59 ± 0.02	4.9	7.1 ± 0.2	0.02 ± 0.00
37	Des Cent Pins	N47°50'37"	W68°36'03"	Madawaska	1.83	7.9	196.9	4.04 ± 0.03	3.0	6.3 ± 0.3	0.01 ± 0.00
38	Des Chasseurs	N48°12'23"	W67°51'31"	Matapédia-Ristigouche	14.67	7.6	96.4	6.56 ± 0.02	1.0	5.6 ± 0.1	0.02 ± 0.00
39	Du Canard	N48°02'04"	W68°19'54"	Madawaska	0.32	7.2	54.4	4.44 ± 0.03	1.5	5.9 ± 0.2	0.04 ± 0.01
40	Du Castor	N48°04'46"	W68°17'06"	Rimouski	1.55	5.9	32.5	3.51 ± 0.03	1.9	6.0 ± 0.2	0.03 ± 0.01
41	Du Pain de Sucre	N47°48'56"	W68°39'48"	Madawaska	10.80	7.8	147.5	5.08 ± 0.01	1.1	7.1 ± 0.3	0.01 ± 0.00
42	Du Plongeur	N48°02'21"	W68°42'52"	Rimouski	0.11	7.7	187.5	4.54 ± 0.01	1.5	7.5 ± 0.2	0.41 ± 0.04
43	Du Serpent	N48°02'37"	W68°18'29"	Rimouski	0.39	7.1	55.4	4.73 ± 0.06	2.1	5.6 ± 0.2	0.16 ± 0.03
44	Lâche	N48°03'47"	W68°43'59"	Rimouski	3.74	7.1	81.7	6.48 ± 0.05	1.3	6.4 ± 0.3	0.01 ± 0.02
45	Landry	N48°07'30"	W68°38'00"	Rimouski	0.88	8.0	189.8	4.70 ± 0.00	1.0	4.6 ± 0.0	0.03 ± 0.01
46	LeClercq	N48°44'49"	W67°01'03"	Matane	1.98	7.7	89.6	4.56 ± 0.01	1.8	7.2 ± 0.0	0.01 ± 0.00
47	Long	N48°16'29"	W67°58'51"	Matapédia-Ristigouche	5.15	7.2	86.6	3.06 ± 0.01	2.5	6.3 ± 0.3	0.02 ± 0.01

Table 4.1 (continued)

#	Name	Latitude	Longitude	Drainage basin	D _s	pH	Cond	DOC	Chl α	TP	TOCS
48	Long1	N48°08'16"	W68°42'32"	Rimouski	4.71	7.4	74.9	7.42 ± 0.03	2.1	7.3 ± 0.2	0.09 ± 0.07
49	Long2	N48°07'57"	W68°41'25"	Rimouski	2.94	8.3	110.3	6.16 ± 0.02	1.8	7.2 ± 0.0	0.02 ± 0.00
50	Manley	N48°04'26"	W68°40'49"	Rimouski	0.23	7.5	154.0	5.68 ± 0.06	1.7	7.2 ± 0.2	0.77 ± 0.01
51	Matapédia	N48°32'08"	W67°32'48"	Matapédia- Ristigouche	391.1 3	8.1	178.3	4.57 ± 0.03	1.1	6.9 ± 0.2	0.01 ± 0.00
52	Noir	N48°21'47"	W68°18'05"	Mitis	5.42	7.7	169.6	4.06 ± 0.02	2.2	7.2 ± 0.1	0.01 ± 0.00
53	Perche	N48°13'07"	W68°32'48"	Rimouski	0.45	7.7	117.9	7.01 ± 0.01	0.6	6.9 ± 0.2	0.20 ± 0.04
54	Petit lac Auclair	N47°52'44"	W68°34'28"	Madawaska	0.49	7.8	168.2	5.01 ± 0.02	0.8	7.6 ± 0.0	0.77 ± 0.03
55	Petit lac du Castor	N48°04'10"	W68°19'02"	Rimouski	0.19	6.7	37.5	4.08 ± 0.01	1.8	5.8 ± 0.4	0.06 ± 0.01
56	Petit lac Ferré	N48°14'36"	W68°24'25"	Rimouski	2.69	7.5	245.5	4.51 ± 0.01	1.9	6.9 ± 0.1	0.02 ± 0.00
57	Petit lac Touradi	N48°10'13"	W68°38'27"	Rimouski	14.34	7.6	99.0	6.36 ± 0.06	3.6	4.9 ± 0.1	0.06 ± 0.02
58	Petit lac Un Mille	N48°02'15"	W68°43'41"	Rimouski	0.04	7.4	85.5	7.23 ± 0.04	1.8	7.7 ± 0.0	0.44 ± 0.02
59	Porc-Épic	N48°11'49"	W68°20'53"	Rimouski	0.63	5.9	28.4	6.63 ± 0.06	1.8	7.5 ± 0.2	0.08 ± 0.07
60	Rimouski	N48°01'25"	W68°13'23"	Rimouski	8.02	6.9	55.5	4.88 ± 0.02	3.2	6.9 ± 0.0	0.18 ± 0.21
61	Rond	N48°08'48"	W68°42'40"	Rimouski	0.20	7.7	114.8	6.06 ± 0.03	1.8	7.5 ± 0.1	0.03 ± 0.00
62	Sifroi	N48°08'30"	W68°08'30"	Rimouski	3.46	8.0	90.7	3.68 ± 0.02	0.8	5.6 ± 0.0	0.05 ± 0.03
63	St-Jean	N48°03'15"	W68°20'02"	Madawaska	0.55	6.9	39.9	5.38 ± 0.01	3.9	5.8 ± 0.5	0.06 ± 0.03
64	Témiscouata	N47°42'39"	W68°43'51"	Madawaska	744.2 0	7.7	134.3	4.82 ± 0.02	1.0	6.1 ± 0.4	0.01 ± 0.00
65	Cardonnière	N48°03'33"	W68°05'07"	Matapédia- Ristigouche	1.7	7.5	41.9	5.50 ± 0.06	2.2	5.2 ± 0.2	0.08 ± 0.01
66	La Loutre	N48°02'42"	W68°18'37"	Rimouski	0.2	6.9	64.0	4.00 ± 0.00	2.2	6.0 ± 0.3	0.19 ± 0.03
67	Patapédia	N48°10'29"	W67°49'27"	Matapédia- Ristigouche	5.7	7.4	95.5	4.09 ± 0.02	1.0	6.4 ± 0.2	0.57 ± 0.16
68	Petit lac Kedgwick	N48°07'24"	W68°06'42"	Matapédia- Ristigouche	4.7	7.8	135.6	3.61 ± 0.02	1.9	5.6 ± 0.3	0.05 ± 0.01

4.3.2 Species identification and description

To evaluate the species compositions and relative abundances in each community, morphological and molecular analyses were used for species identification on 30 amphipods for each lake. Each amphipod was first identified to species under a dissecting microscope using the morphological traits described in Bousfield (1958; 1973). Morphological identifications allowed to distinguish between amphipods from the *H. azteca* complex and *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) amphipods that also inhabit lakes of the region (Dionne *et al.*, 2011). Molecular analyses using the COI mitochondrial gene were used to identify *H. azteca* amphipods to the cryptic species of the complex. Only the tip of the urosome of each amphipod was used for the molecular analyses. The protocol described in Dionne *et al.* (2011) was followed for total DNA extraction and amplification of the COI gene using LCO1490 and HCO2198 primers (Folmer *et al.*, 1994). As an exploratory step for species identification, we sequenced the PCR products of 303 amphipods from 44 lakes using the LCO1490 primer (McGill University and Genome Quebec Innovation Centre, Montréal, Québec, Canada); it was found that only four provisional species of the complex occurred in the study area. These species were already found in a lake of Bas-Saint-Laurent and were named in a previous study with the provisional names species A, B, C and D (Vergilino *et al.*, 2012). Based on these results, we developed a protocol based on the digestion of PCR products with a mix of restriction enzymes following the instructions of the supplier (New England Biolabs) to identify the cryptic species of 1617 individuals. Briefly, a mix of the BspHI, DraI and TaqαI restriction enzymes cuts PCR products of species A at 230 bp, 440 bp, 450 bp and 580 bp, species B at 230 bp, species C at 50 bp, 160 bp and 445 bp, and of species D at 160 bp and 590 bp. Restriction fragments were discriminated by electrophoresis on a 3% agarose gel to differentiate the different species of the complex based on their different band patterns.

Morphological variation is often found among species of the *H. azteca* complex (Wellborn and Cothran, 2004; 2007). To verify if it was the case for amphipods of the study region, traits that are known to vary among species of the genus were also measured on 165 amphipods from 31 lakes (five amphipods per species per lake) before the molecular analyses (Table 4.2): body, head and mucronations (dorsal spines) lengths (Wellborn and Cothran, 2004), eye perimeter (EP) (Bousfield, 1958), length of antennae 1 and 2 (LA1 and LA2, respectively) and number of mucronations (NM) (Bousfield, 1996). Total body length (BL) was measured from the tip of the head to the tip of the urosome, head length (HL) was measured from its junction with antennae 2 to the first segment of the pereon and mucronation length (ML) was measured from the tip of each mucronation to its pleon segment. BL and HL were measured at 25.0X magnification and EP, LA1 & 2 and ML were measured at 40.0X magnification using a Leica MZ16 A image analyzer (Bannockburn, Illinois, USA) with the Northern Eclipse 6.0 software from Empix Imaging Inc (Mississauga, Ontario, Canada). A principal component analysis (PCA) was performed to search for morphological differences among amphipods from different species and lakes. The PCA was made on seven morphological characters: BL, HL, ML, EP, NM, total antennae length (TAL) calculated as the sum of LA1 and LA2 and the length of antenna 2 divided by the length of antenna 1 (ANT2/1); according to Bousfield (1996), the antenna 2 of *H. azteca* is about 1.2X longer than antenna 1, but this has not been verified for the different cryptic species of the complex. ML, EP and TAL were divided by HL for the PCA analysis to explore differences in these traits that were not correlated with body size. The analysis was performed on standardised data using the *rda* function of the *vegan* package (Oksanen et al. 2013) from the R software version 3.1.0 (R Development Core Team 2014). The number of retained Principal Components (PC) was based on the Kaiser-Guttman criterion (Borcard *et al.*, 2011).

Table 4.2 Morphological measurements made on five amphipods per species per lake (mean \pm standard deviation).

#	Lake	Species	BL (mm)	HL (mm)	Ant2/Ant1 ratio	TAL (mm)	EP (mm)	ML (mm)	NM
1	Bébé	B	5.55 \pm 0.83	0.62 \pm 0.05	1.19 \pm 0.12	3.21 \pm 0.59	0.59 \pm 0.07	0.10 \pm 0.01	2
5	Bonjour	C	4.30 \pm 0.40	0.44 \pm 0.05	1.13 \pm 0.07	2.65 \pm 0.16	0.63 \pm 0.06	0.08 \pm 0.01	2
7	Caribou	A	6.79 \pm 0.92	0.82 \pm 0.06	1.08 \pm 0.14	3.98 \pm 0.29	0.69 \pm 0.07	0.13 \pm 0.02	2
10	Chicodou	A	5.40 \pm 0.37	0.61 \pm 0.06	1.14 \pm 0.07	3.61 \pm 0.15	0.69 \pm 0.06	0.09 \pm 0.01	2
13	Croche	B	5.29 \pm 0.96	0.60 \pm 0.10	1.20 \pm 0.15	2.96 \pm 0.54	0.54 \pm 0.07	0.10 \pm 0.01	2
15	Culotte	D	7.41 \pm 0.39	0.89 \pm 0.07	1.28 \pm 0.11	4.06 \pm 0.41	0.78 \pm 0.02	0.07 \pm 0.03	2
19	Dunière	D	6.97 \pm 0.73	0.77 \pm 0.07	1.31 \pm 0.12	3.37 \pm 0.54	0.64 \pm 0.06	0.07 \pm 0.01	3
21	Épinette Rouge	D	6.61 \pm 0.44	0.73 \pm 0.07	1.26 \pm 0.14	3.56 \pm 0.57	0.64 \pm 0.04	0.08 \pm 0.01	3
22	Étang à la Truite	A	7.40 \pm 0.81	0.78 \pm 0.08	1.08 \pm 0.08	3.98 \pm 0.18	0.84 \pm 0.08	0.13 \pm 0.02	2
24	Ferré	C	4.35 \pm 0.48	0.47 \pm 0.06	1.13 \pm 0.05	2.67 \pm 0.08	0.60 \pm 0.08	0.00	0
25	France	C	4.18 \pm 0.72	0.47 \pm 0.07	1.16 \pm 0.07	2.71 \pm 0.12	0.57 \pm 0.04	0.00	0
27	Grand lac Touradi	B	5.16 \pm 0.87	0.53 \pm 0.05	1.17 \pm 0.16	2.84 \pm 0.32	0.60 \pm 0.04	0.10 \pm 0.02	2
28	Gros Ruisseau	A	4.68 \pm 0.66	0.58 \pm 0.12	1.14 \pm 0.04	3.06 \pm 0.40	0.69 \pm 0.11	0.09 \pm 0.02	2
31	John	A	6.75 \pm 1.11	0.81 \pm 0.07	1.22 \pm 0.06	4.05 \pm 0.39	0.73 \pm 0.05	0.12 \pm 0.03	2
36	Des Aigles	A	4.17 \pm 1.15	0.49 \pm 0.09	1.13 \pm 0.05	3.19 \pm 1.08	0.60 \pm 0.14	0.05 \pm 0.04	2
36	Des Aigles	C	3.74 \pm 0.66	0.46 \pm 0.08	1.24 \pm 0.11	2.72 \pm 0.30	0.60 \pm 0.13	0.00	0
38	Des Chasseurs	A	4.96 \pm 0.46	0.56 \pm 0.07	1.15 \pm 0.09	2.84 \pm 0.23	0.65 \pm 0.06	0.09 \pm 0.03	2
39	Du Canard	D	6.53 \pm 0.72	0.72 \pm 0.07	1.24 \pm 0.15	3.62 \pm 0.58	0.66 \pm 0.07	0.06 \pm 0.02	2
40	Du Castor	C	4.06 \pm 0.42	0.42 \pm 0.03	1.06 \pm 0.15	2.43 \pm 0.26	0.56 \pm 0.04	0.05 \pm 0.02	2
41	Du Pain de Sucre	A	5.32 \pm 0.41	0.62 \pm 0.06	1.19 \pm 0.09	3.81 \pm 0.56	0.74 \pm 0.04	0.09 \pm 0.01	2
42	Du Plongeur	C	4.23 \pm 0.43	0.47 \pm 0.03	1.12 \pm 0.12	2.64 \pm 0.12	0.59 \pm 0.05	0.09 \pm 0.02	2
44	Lâche	B	5.71 \pm 0.97	0.60 \pm 0.10	1.17 \pm 0.08	3.30 \pm 0.27	0.60 \pm 0.08	0.11 \pm 0.00	2
46	LeClercq	C	4.74 \pm 0.74	0.53 \pm 0.11	1.20 \pm 0.06	2.83 \pm 0.03	0.69 \pm 0.10	0.08 \pm 0.02	2
46	LeClercq	D	6.05 \pm 0.56	0.71 \pm 0.07	1.30 \pm 0.20	3.95 \pm 0.63	0.59 \pm 0.06	0.05 \pm 0.02	2
51	Matapédia	A	5.73 \pm 0.93	0.67 \pm 0.09	1.05 \pm 0.09	3.32 \pm 0.26	0.68 \pm 0.08	0.09 \pm 0.02	2
52	Noir	B	5.48 \pm 1.30	0.54 \pm 0.13	1.19 \pm 0.09	2.56 \pm 0.50	0.60 \pm 0.08	0.09 \pm 0.03	2
54	Petit lac Auclair	D	6.58 \pm 0.43	0.75 \pm 0.10	1.27 \pm 0.08	3.59 \pm 0.59	0.73 \pm 0.05	0.07 \pm 0.01	3

Table 4.2 (continued)

#	Lake	Species	BL (mm)	HL (mm)	Ant2/Ant1 ratio	TAL (mm)	EP (mm)	ML (mm)	NM
56	Petit lac Ferré	C	3.79 ± 0.46	0.44 ± 0.08	1.09 ± 0.04	2.36 ± 0.25	0.58 ± 0.04	0.00	0
59	Porc-Épic	A	5.07 ± 0.49	0.60 ± 0.08	1.16 ± 0.15	3.53 ± 0.11	0.68 ± 0.06	0.10 ± 0.02	2
60	Rimouski	C	4.38 ± 0.35	0.47 ± 0.04	1.30 ± 0.35	2.39 ± 0.45	0.60 ± 0.06	0.08 ± 0.01	2
61	Rond	B	5.60 ± 0.46	0.63 ± 0.06	1.19 ± 0.14	3.06 ± 0.31	0.72 ± 0.07	0.12 ± 0.01	2
62	Sifroi	C	3.63 ± 0.45	0.42 ± 0.03	1.10 ± 0.06	2.40 ± 0.19	0.55 ± 0.07	0.08 ± 0.02	2
64	Témiscouata	A	5.26 ± 0.65	0.58 ± 0.05	1.17 ± 0.08	3.34 ± 0.39	0.72 ± 0.04	0.11 ± 0.02	2

4.3.3 Measurements of the physicochemical parameters

Seven physicochemical parameters were measured for each lake (Table 4.1). Water conductivity (cond) and pH were measured *in situ* in the water about 20 cm above the undisturbed sediments before the sampling of amphipods using a Hydrolab MS5 multiparameter sonde (Hach Hydromet); water samples (1L) were collected to measure dissolved organic carbon (DOC), total phosphorus (TP) and chlorophyll *a* (chl *a*). The first two centimeters of sediments were scraped in the littoral zone of each lake using scintillation vials and preserved at -20°C until analyses to measure the total organic content of the sediments (TOCS). Dissolved organic carbon (DOC) was determined in duplicates following the protocol of Whitehead *et al.* (2000) by filtering subsamples of water through precombusted (500°C, 3 h) Whatman GF/F filters. The filtrate was placed in glass vials with teflon-lined caps and acidified with 25% v/v H₃PO₄ (10 µl ml⁻¹) and preserved in darkness at 4°C until analyses. DOC values were obtained using a TOC- 5000A analyzer (Shimadzu). Potassium hydrogen phthalate was used to standardize DOC measurements (Mundy *et al.*, 2010). TP was measured in duplicates on unfiltered well-mix water samples preserved in plastic centrifuge tubes at -20°C until analyses; measurements were made following the protocol of Murphy and Riley (1962) using a Genesys 20 spectrophotometer from ThermoSpectronic. For chl *a* measurements, water samples were filtered (200 ml or more) onto Whatman GF/F filters. Filters were then placed in 90% acetone for 24 h in the dark at 15 °C without grinding. Chl *a* was determined by fluorometry following the protocol of Welschmeyer (1994) using a 10-AU Turner Designs fluorometer. For the determination of TOCS, at least 1g of sediments per sample (three replicates per sample) was weighed after a drying period of 48h at 60°C to remove water and reweighed after a burning period of 3h at 500°C to remove organic carbon from the samples; TOCS was calculated as the difference in weight between dried samples and burnt samples. For comparison among samples, all results were reported for 1g

samples. Finally, the shoreline development index (D_s), an estimate of the degree of shoreline convolution of a lake when compared to a circle of the same size, was calculated with Geographic Information System (GIS) data using the formula presented in Kent and Wong (1982) and Dolson *et al.* (2009):

$$D_s = \frac{L}{\sqrt{4\pi A}}$$

Where L is the measured shoreline length, and A , the lake area. Lake with high D_s values are assumed to have more littoral space per area of lake than lake with small D_s values (Dolson *et al.*, 2009).

4.3.4 Relative roles of spatial processes and environmental conditions

We used Mantel tests to assess if there was a decay of communities' similarity with increasing geographic distance (linear and log-transformed) between lakes. We used the log-transformed Bray-Curtis dissimilarity as an index of community dissimilarity between pairs of lakes. The significance of Mantel tests was assessed using a Monte-Carlo permutation test at a significance level of 0.05 with 10000 permutations. The test was performed using the *vegan* package from the R software.

We used a variation partitioning analysis (Borcard *et al.*, 1992; Peres-Neto *et al.*, 2006; Legendre and Legendre, 2012) to assess the relative role of spatial processes and environmental conditions in the species composition of *Hyaella* communities of the study region. Spatial variables were created using the Moran's eigenvector maps (MEM) method (Dray *et al.*, 2006; Legendre and Legendre, 2012).

MEM variables allow the decreasing partitioning of spatial variation from a broad to fine scale (Borcard *et al.*, 2011; Legendre and Legendre, 2012). First, we converted the latitude and longitude data of each lake (Table 4.1) into X–Y coordinates using the *SoDA* package (Chambers 2013) of the R software; then, we constructed a matrix of Euclidean distances by calculating the direct overland distance between lakes using the *dist* function of R. Watercourse distances were not considered in the present study because GIS data showed that the maximum number of lakes connected together was 13 and that only 56 connections on a mathematical possibility of 2016 $[(64^2 - 64)/2]$ (Gray and Arnott, 2011) existed among the 64 lakes of the study region (K. Dionne, unpublished data). Such a low number of connections through watercourses suggests that watercourse dispersal should not greatly explain the variation in species composition among the amphipod communities of the study region. Then, we constructed a binary connectivity matrix (B) defining which pairs of lakes were connected and which were not, and a weighting matrix (A) providing the intensity of the connections; we used matrix A to weight the connections between lakes according to distance since we assumed that dispersal among lakes should decrease with distance (Borcard *et al.*, 2011). The pairwise product of the matrices A and B allows the calculation of a spatial weighting matrix (W) that can be used in the variation partitioning analysis (Dray *et al.*, 2006; Borcard *et al.*, 2011). Since we did not know how lakes were connected via overland dispersal, we computed different types of matrices A and B and compared the performances of their different combinations; to create the MEM variables used in the variation partitioning analysis, we selected the combination of matrix A and B that resulted in the spatial model that had the most explanatory power based on the corrected Akaike information criterion (AIC_c) (Dray *et al.*, 2006; Borcard *et al.*, 2011). Five connection networks, described in Legendre and Legendre (2012), with varying amount of connectivity, were tested for matrix B: Delaunay triangulation, Gabriel graph, Relative neighbourhood graph, Minimum spanning tree and Maximum distance graph (Annex J). This last network allows for the selection of a distance within which all lakes are connected; we selected (from

twenty distance values ranging from 4.7 to 186.0 km) a distance threshold of 43.6 km because this distance produced the model with the lowest AIC_c value. To construct matrix A, we tested the three functions suggested by Dray *et al.* (2006): linear ($f_1 = 1 - d_{ij}/\max(d_{ij})$), concave-down ($f_2 = 1 - (d_{ij}/\max(d_{ij}))^\alpha$) and concave-up ($f_3 = 1/d_{ij}^\beta$), where d_{ij} = the distance between a given pair of lakes and $\max(d_{ij})$ = the largest distance among connected lakes of the study region. We tested a series of integers ranging from 2 to 10 as values for α and ranging from 1 to 10 as values for β ; the best parameters were chosen based on the resulting explanatory power of the generated spatial variables as indicated by the AIC_c. The construction of the MEM variables and model selection were made using the function *test.W* of the *spacemakeR* package of R (Dray *et al.*, 2006).

Prior to variation partitioning, redundancy analyses (RDA) were conducted to verify if spatial and environmental variables significantly explained variation in the amphipod communities. RDAs were conducted on the Hellinger-transformed (Legendre and Legendre, 2012) amphipod species' relative abundances with three different sets of explanatory variables: a set with the MEM variables, a set with the seven physicochemical parameters and another set including the drainage basin of each lake coded as dummy variables (Table 4.1, Annex M). The physicochemical parameters set was standardised before the analysis to adjust for differences in measurement units of the variables. The presence of a linear trend in the data, suggesting that a process acting at a larger scale than the study region influenced species' relative abundances, was also tested (Legendre and Legendre, 2012). Each set of explanatory variables producing a significant RDA was then forward selected using the *packfor* package of R to retain only the variables that explained the most the variation in the amphipod communities (Blanchet *et al.*, 2008). Variation partitioning among the resulting sets of explanatory variables was conducted following the

procedure of Peres-Neto *et al.* (2006) using the function *varpart* of the package *vegan* of R (Borcard *et al.*, 2011). Monte-Carlo permutation tests (Borcard *et al.*, 2011) at a significance level of 0.05 with 999 iterations were used to assess the significance of RDA models, of each variable during the forward selection procedure and of each fraction during the variation partitioning procedure.

4.3.5 Species co-occurrence

We used the probabilistic model of Veech (2013) to verify if amphipod species were more or less co-occurring than what is expected if the species were distributed independently of one another among the 64 lakes of the study region. Based on a pairwise approach, the model of Veech (2013) allows the classification of species pairs as positive, negative or random by calculating the probabilities that two species are co-occurring at an observed frequency (J_{obs}) less (P_{lt}) or more (P_{gt}) frequently than the expected frequency (J_{exp}) if the two species were distributed randomly of each other and by then comparing the obtained values to a pre-defined significance level (Veech, 2014). We used the model on a presence-absence incidence matrix of the five amphipod species (the four *Hyaella* species and *G. lacustris*) in the 64 lakes of the study region, and on a presence-absence matrix also including data on the presence of 25 predatory fish species according to the extensive database of Gendron (2009) for 30 lakes of the study region using the *cooccur* package (Griffith *et al.*, 2014) of the R software.

4.3.6 Population genetics

We explored the population genetics of each *Hyaella* species by constructing haplotype networks and performing isolation by distance (IBD, Wright, 1943) tests using the CO1 sequences we obtained from sequencing. For these analyses, we added sequences from four supplementary lakes of the study region (lakes 65 to 68 in Table 1). Haplotype networks were constructed for each species using the *haploNet* function from the *pegas* package of R (Paradis, 2010). To test for a geographical structure under an IBD hypothesis, Mantel tests were conducted for each species using the *mantel.randtest* function from the *adeigenet* package of R (Jombart, 2008); the significance of the Mantel tests was assessed using Monte-Carlo permutation tests at a significance level of 0.05 with 10000 permutations. For each species, a pairwise distance matrix between sampled populations with more than three sequences was calculated using the Edwards distance (Edwards, 1971). The resulting distance matrix was compared to the corresponding log transformed geographical distance matrix of the overland distances between lakes.

4.4 Results

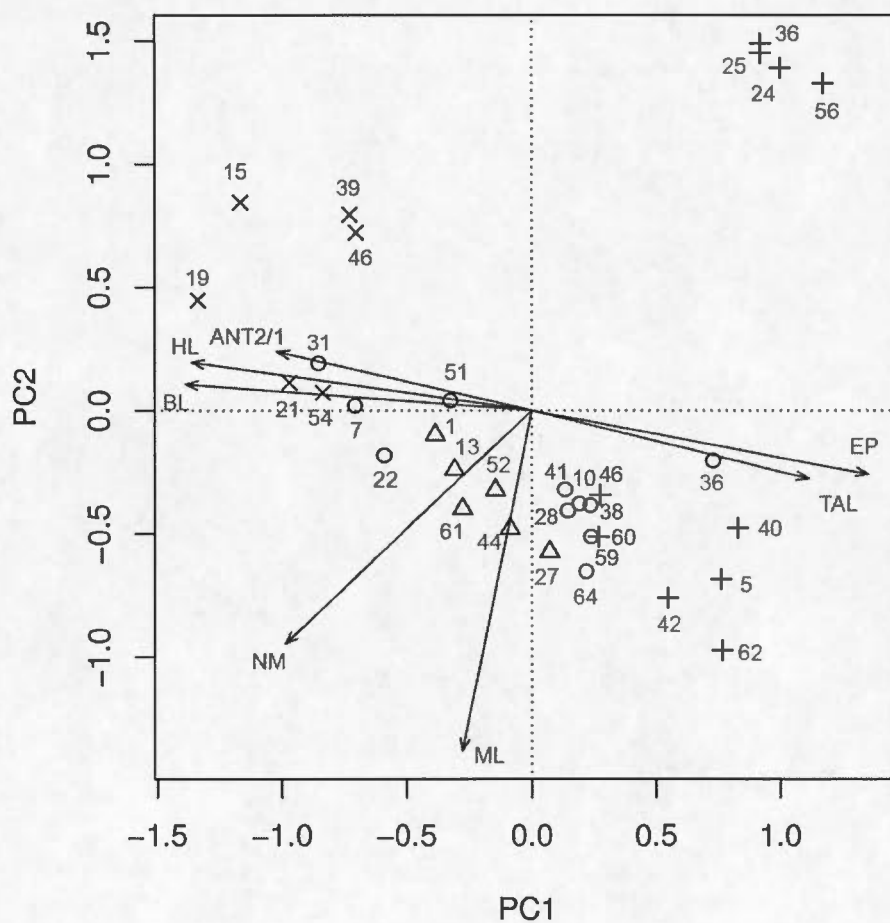
4.4.1 Species identification and description

Four species of the *H. azteca* complex (species A, B, C and D) (Vergilino *et al.*, 2012) and *G. lacustris* were identified in the 64 lakes of the study region (Fig. 4.1). Using the Kimura-2 parameter model (Kimura, 1980), we found that

species had nucleotide divergences ranging from 19.2 to 24.5% for a fragment of 541 bp from the COI mitochondrial gene.

The PCA shows that there were morphological differences among amphipods of the *Hyaella* complex among lakes of the study region (Fig. 4.2). The first two PCs were retained based on the Kaiser-Guttman criterion; the first and second PC axes explained 59.6% (eigenvalue: 4.17) and 20.3% (eigenvalue: 1.42), respectively, of the variation in the data set. The loadings of the first PC axis were negatively correlated with BL, HL and ANT2/1 and positively correlated with EP and TAL; we interpret this axis as mainly representing the body size of amphipods. The loadings of the second axis were positively correlated with ML; this axis thus mainly represents the mean mucronation length of amphipods. Ordination of the amphipods from the different species based on the first PC axis shows that there was a gradient in body sizes among the amphipod species. Amphipods from species C generally had the smallest body size and amphipods from species D had the largest body size; amphipods from species B were intermediate in size. Amphipods from species A had body sizes that varied greatly among lakes and overlapped with the body sizes of all the other species. Ordination of the amphipods from the different species on the second PC axis shows that amphipods from species D generally had smaller mucronations relatively to their body size than other amphipod species. The morphological analyses also show that species C had two spines on its back in some lakes but lacked spine in others, suggesting that it is a trait that is variable at least for this species of the complex (Fig. 4.2, Table 4.2).

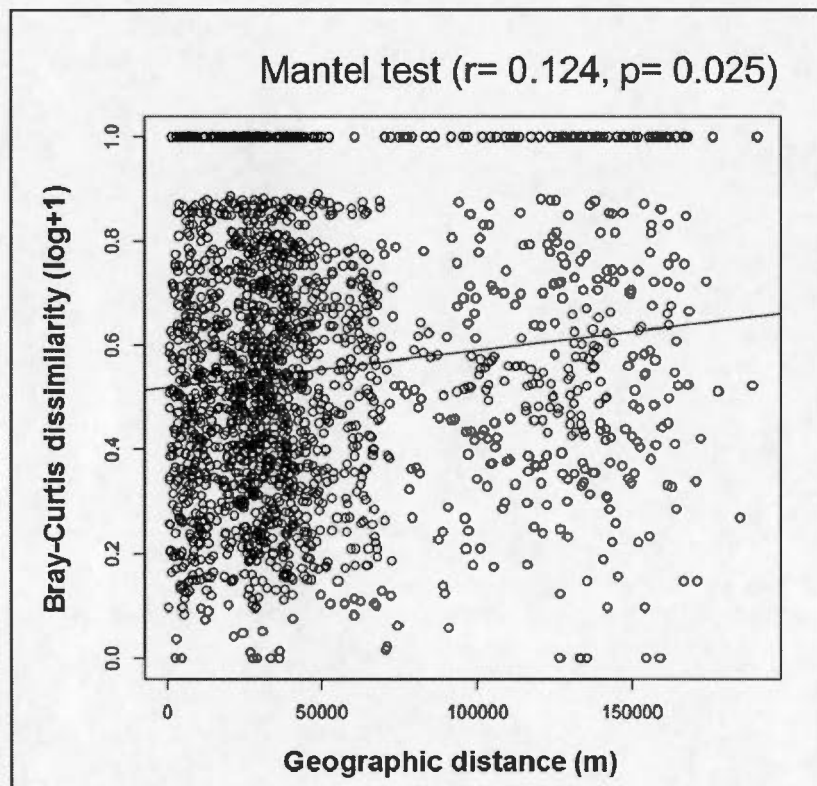
Figure 4.2 Scaling 2 biplot of the principal component analysis (PCA) on the morphological measurements made on the amphipods. The first and second PC axes explain 59.6% and 20.3%, respectively, of the variation in the data set. Arrows represent each morphological variables measured on the amphipods (BL: body length, HL: head length, ML: mucronations length, EP: eye perimeter divided by HL, NM: number of dorsal mucronations, TAL: total antennae length divided by HL, ANT2/1: length of antenna 2 divided by the length of antenna 1). *Circles* represent *H. azteca* amphipods from species A, *triangles* represent *H. azteca* amphipods from species B, *Crosses* represent *H. azteca* amphipods from species C and *X* represent *H. azteca* amphipods from species D. The number next to a symbol is the number of the lake where the amphipods were sampled.



4.4.2 Relative roles of spatial processes and environmental conditions

The four cryptic species of *H. azteca* and *G. lacustris* were often found living in communities in the littoral zone of the lakes of the study region. Mantel tests show that there was a weak but significant correlation between the log-transformed Bray-Curtis dissimilarities of the communities and linear geographic distance between lakes ($r = 0.124$, $p = 0.025$) (Fig. 4.3); however, there was no correlation between the log-transformed Bray-Curtis dissimilarities of the communities and log-transformed geographic distance between lakes ($r = -0.04$, $p = 0.7$).

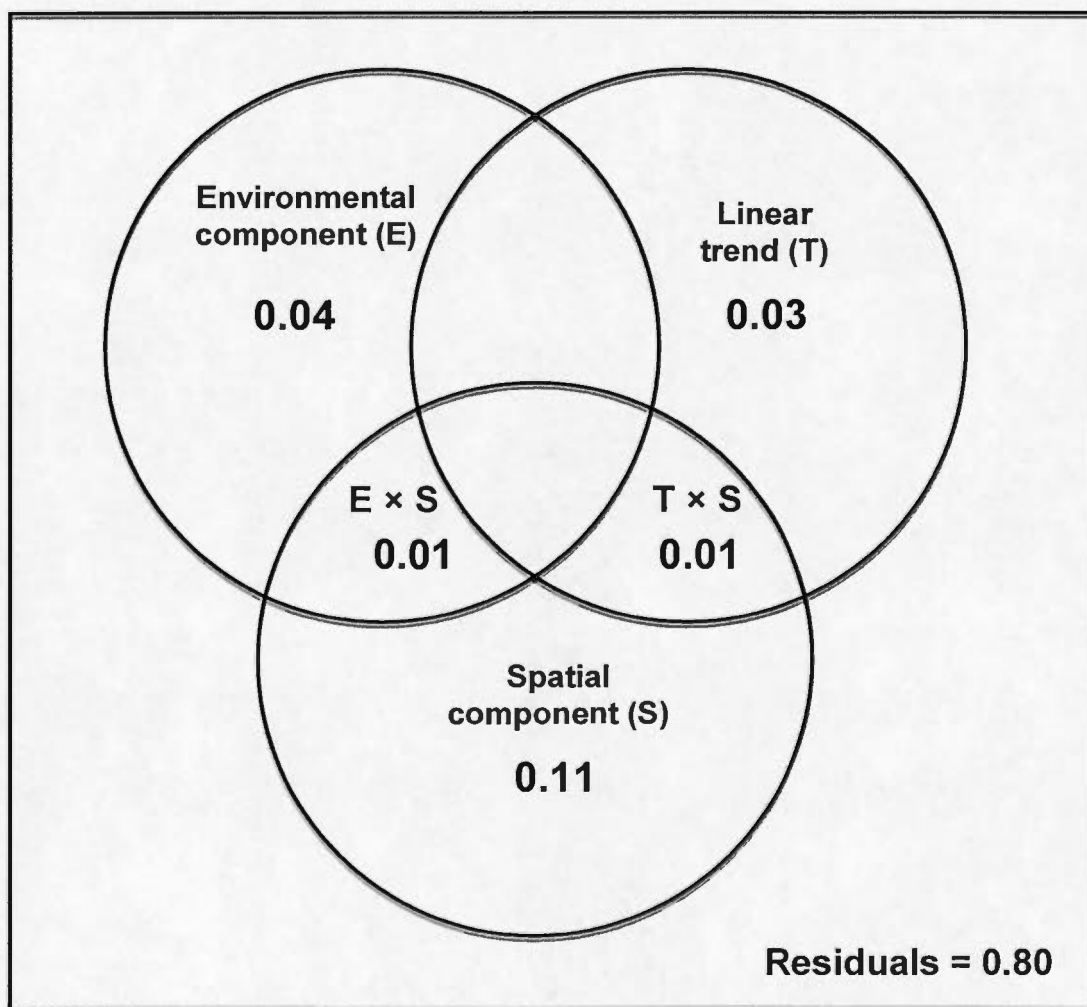
Figure 4.3 Correlation between the log-transformed Bray-Curtis dissimilarity between amphipod communities of the lakes of the study region and linear geographic distance.



For the variation partitioning procedure, we created the MEM variables by using the Gabriel graph connection network weighted by a concave down function with an α value of 7 because it was the best MEM model ($AIC_c = -59.32$). This model produced a total of 63 MEM variables. The RDA with the MEM variables set as explanatory variables was significant (adjusted $R^2=0.27$, $F=1.95$, $p= 0.002$); the forward selection procedure retained MEM 6 (adjusted $R^2=0.04$, $F=3.67$, $p= 0.007$), MEM 10 (adjusted $R^2=0.03$, $F=2.85$, $p= 0.03$) and MEM 12 (adjusted $R^2=0.06$, $F=5.10$, $p= 0.001$) as the most explanatory variables of this set (Annex N). The RDA with the physicochemical parameters as explanatory variables was also significant (adjusted $R^2=0.08$, $F=1.74$, $p= 0.012$); the forward selection procedure retained pH (adjusted $R^2=0.03$, $F=4.20$, $p= 0.001$) and TOCS (adjusted $R^2=0.01$, $F=2.31$, $p= 0.03$) as the most explanatory variables of this set. The RDA with the drainage basin of each lake as explanatory variables was not significant (adjusted $R^2=0.03$, $F=1.25$, $p= 0.1$). Since there was a significant linear trend in the data (adjusted $R^2=0.04$, $F=2.29$, $p= 0.02$), it was included as a fraction in the variation partitioning procedure.

Variation partitioning indicates that spatial variables explained 11% (adjusted R^2 , $F=3.54$, $p=0.005$) of the variation in the species composition among lakes; they were the component that explained the most variation among the variables included in the analysis (Fig. 4.4). Both the environmental variables ($F=2.37$, $p=0.03$) and the linear trend ($F=2.04$, $p=0.04$) were significant but explained less variation (4 and 3%, respectively, adjusted R^2). There was almost no shared variation among the components (about 1% or less, adjusted R^2). Residual variation represented 80% (adjusted R^2) of the variation in species composition.

Figure 4.4 Variation partitioning results showing the pure and shared influences of the environmental component (upper left circle), a linear trend (upper right circle) and the spatial component (lower circle) on amphipod species composition. Numbers represent adjusted R^2 values; the empty fractions have small negative adjusted R^2 values.



4.4.3 Species co-occurrence

Results from the pairwise analysis of species co-occurrence based on the probabilistic model of Veech (2013) show that most amphipod species had random associations between them in the 64 lakes of the study region (P_{lt} or $P_{gt} > 0.05$) (Table 4.3). Only species B and C had a significant positive association ($P_{gt} = 0.04$, significance level of 0.05). The analysis including data on the presence of predatory fish species for 30 lakes of the study region also shows that most associations between amphipods and fish were random (P_{lt} or $P_{gt} > 0.05$). Species B had a significant positive association ($P_{gt} = 0.03$) with *Chrosomus neogaeus* (Cope, 1867) and species C had a significant positive association ($P_{gt} = 0.04$) with *Rhinichthys atratulus* (Hermann, 1804).

Table 4.3 Number of observed (J_{obs}) and expected (J_{exp}) occurrences for each pair of amphipod species with the probability that each pair could cooccur less (P_{lt}) or more (P_{gt}) if their distributions were truly random of one another. Asterisks denote significant differences from expected frequency ($P < 0.05$).

Species pair	J_{obs}	J_{exp}	P_{lt}	P_{gt}
spA – spB	20	21.5	0.3	0.9
spA – spC	30	32.9	0.06	0.9
spA – spD	24	22.2	0.8	0.2
spA – <i>G. lacustris</i>	5	5.4	0.5	0.8
spB – spC	28	24.5	0.9	0.04*
spB – spD	17	16.5	0.7	0.5
spB – <i>G. lacustris</i>	5	4.0	0.9	0.4
spC – spD	23	25.3	0.1	0.9
spC – <i>G. lacustris</i>	6	6.1	0.6	0.7
spD – <i>G. lacustris</i>	4	4.1	0.6	0.7

4.4.4 Population genetic

Results of the Mantel tests show that only one species (species A) had a significant pattern of IBD in the study region (Fig. 4.5). Each species had numerous COI haplotypes over the study region, ranging from 17 for species D to 51 for species A (Figs. 4.6–4.9). For species B, C and D, haplotype networks show that many haplotypes were closely related (differences of one or two nucleotides) to one haplotype (haplotype IX for species B, haplotype I for species C and D); in the case of species C and D, this haplotype was also the most frequent in the lakes of the study region (Figs. 4.7–4.9). For these species, other haplotypes were often only present in one or two lakes, suggesting that lakes of the study region may have been first colonized by one haplotype and that other haplotypes were produced following the isolation of *Hyaella* populations in the lakes. Species D had also haplotypes that were more distantly related to haplotype I (differences of at least four nucleotides). Many of them were present in lakes where haplotype I was also present, suggesting that at least some of these other haplotypes might have colonized lakes of the study region from different source populations than haplotype I. The haplotype network of species A was more complex than for other species (Fig. 4.6). Three haplotypes (VIII, XIV, XV) were closely related to many other haplotypes (ranging from 7 to 11 haplotypes); haplotypes XIV and XV were also closely related to each other. Such a high number of closely related haplotypes might suggest that lakes of the study region were colonized by few haplotypes that produced other haplotypes after their isolation into the lakes of the region; then, some of these haplotypes might have colonized other lakes of the study region. Haplotype LI was distantly related (16 nucleotide differences) to other haplotypes of the study region, suggesting that this haplotype colonized the study region in a separate colonization event (Fig. 4.6).

Figure 4.5 Correlation for each *H. azteca* species between the genetic distance between populations of the lakes of the study region calculated as Edwards distance and log-transformed geographic distance.

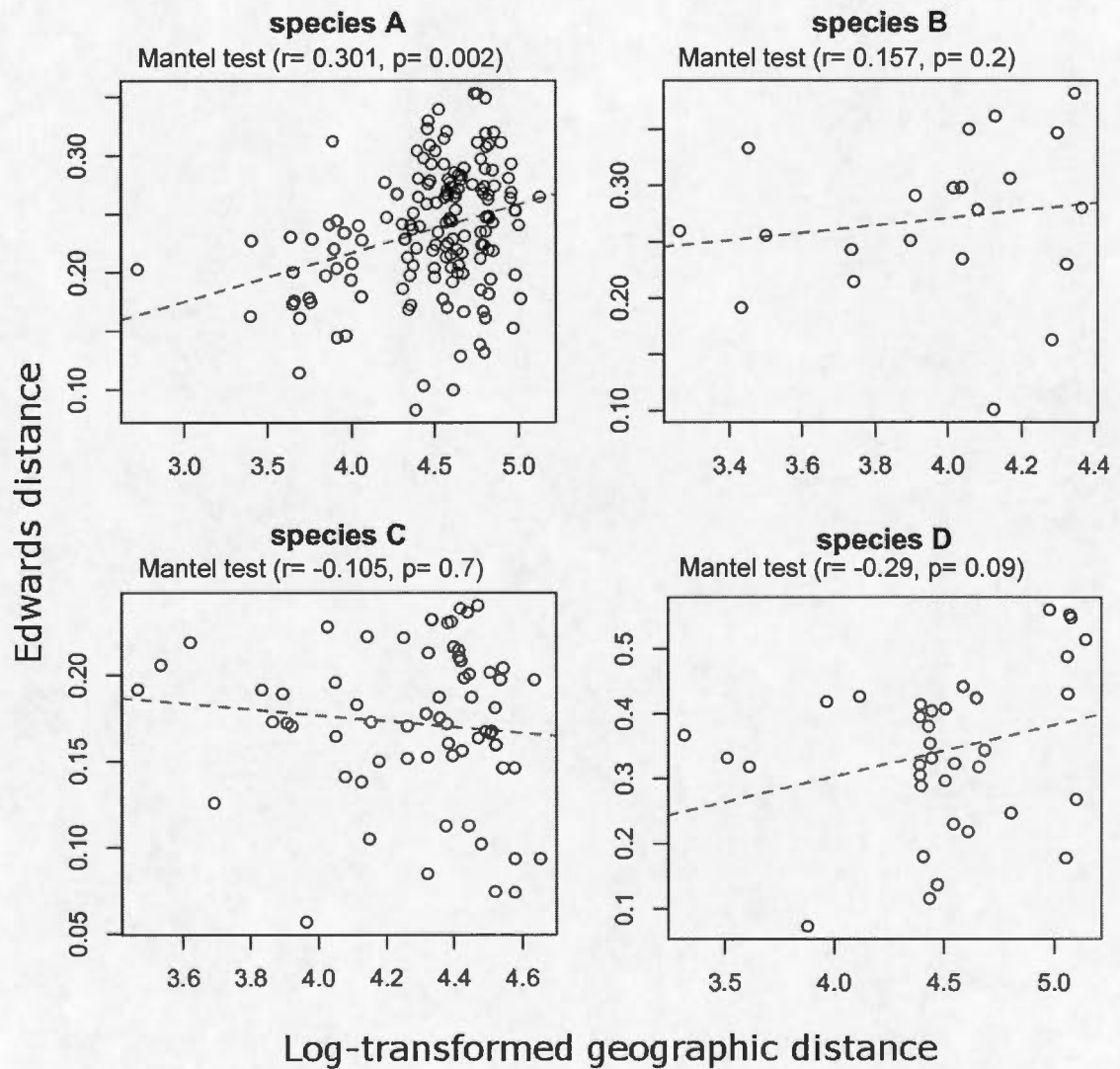


Fig. 4.6. Haplotype network for *H. azteca* species A in the lakes of the study region. Each pie chart represents a single haplotype, with the size of the pie proportional to the number of individuals who possess that particular haplotype. The roman number next to the pie chart identifies the haplotype. Each color represent a different lake where haplotypes are present. The lines between pie charts represent the relation between haplotypes; the number of black dots on a line represents the number of nucleotide differences between two haplotypes.

- Brillant
- Cardonnière
- Carré
- Caribou
- Des Chasseurs
- Chicdos
- Gossette
- Dumont
- Épinette Noire
- Étroit
- Grand lac Kedgwick
- Grand lac Touradi
- Grosses Truites 1
- Gros Ruisseau
- Matapédia
- Noir
- Patapédia
- Porc-Épic
- Petit Lac Kedgwick
- Sifroi
- Témiscouata

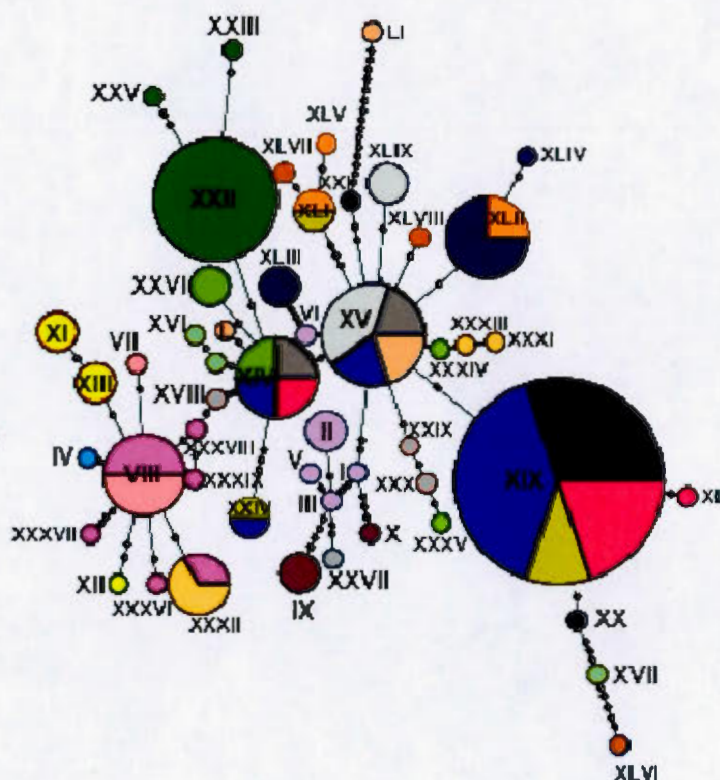


Fig. 4.7 Haplotype network for *H. azteca* species B in the lakes of the study region. Each pie chart represents a single haplotype, with the size of the pie proportional to the number of individuals who possess that particular haplotype. The roman number next to the pie chart identifies the haplotype. Each color represent a different lake where haplotypes are present. The lines between pie charts represent the relation between haplotypes; the number of black dots on a line represents the number of nucleotide differences between two haplotypes.

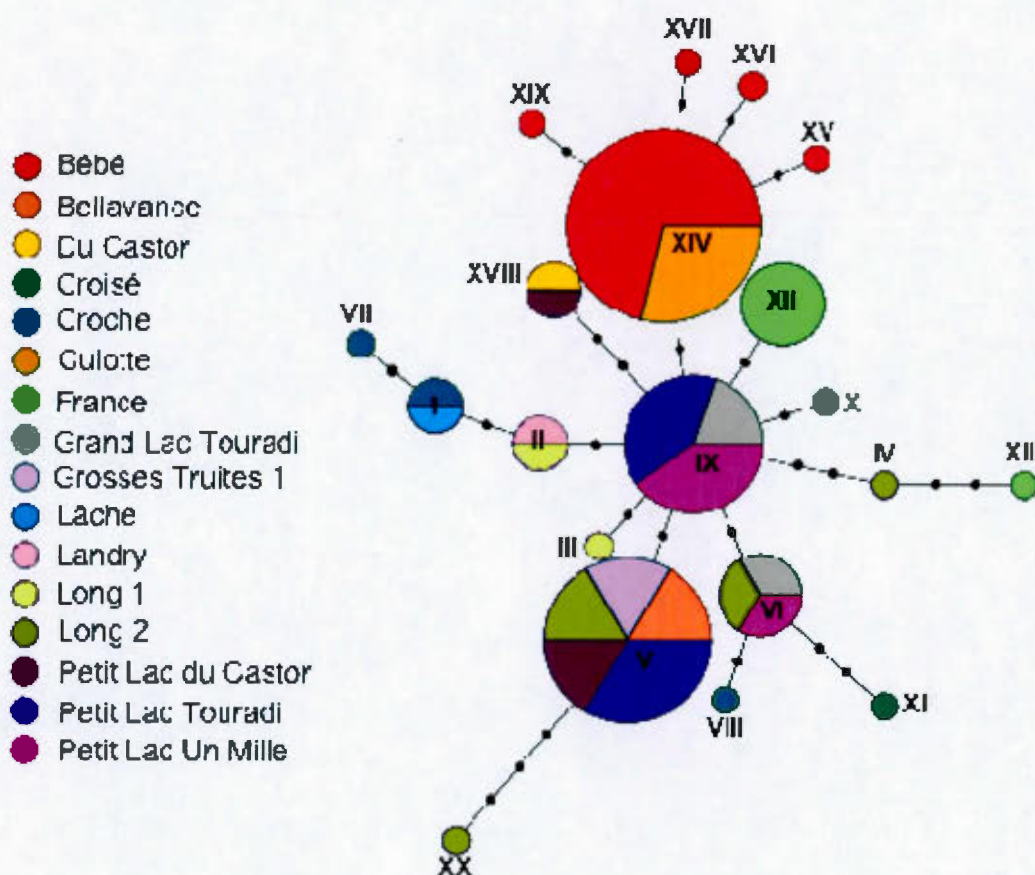
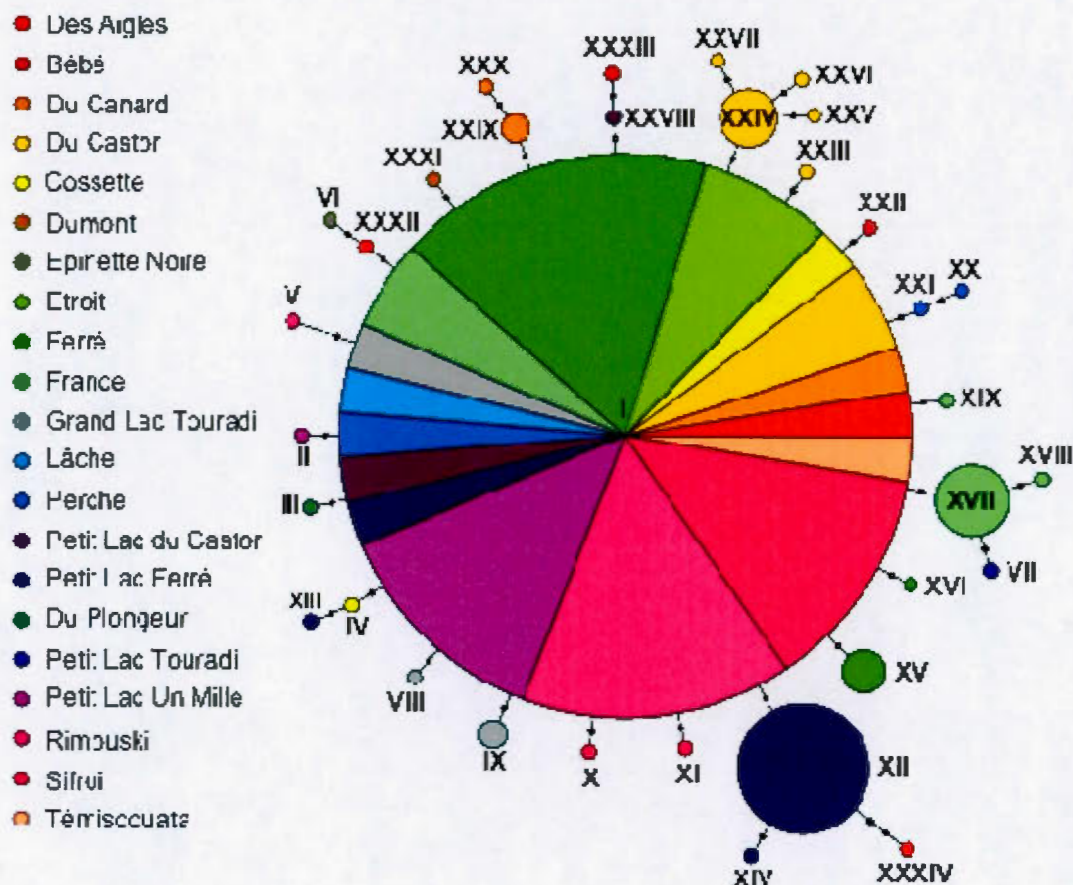
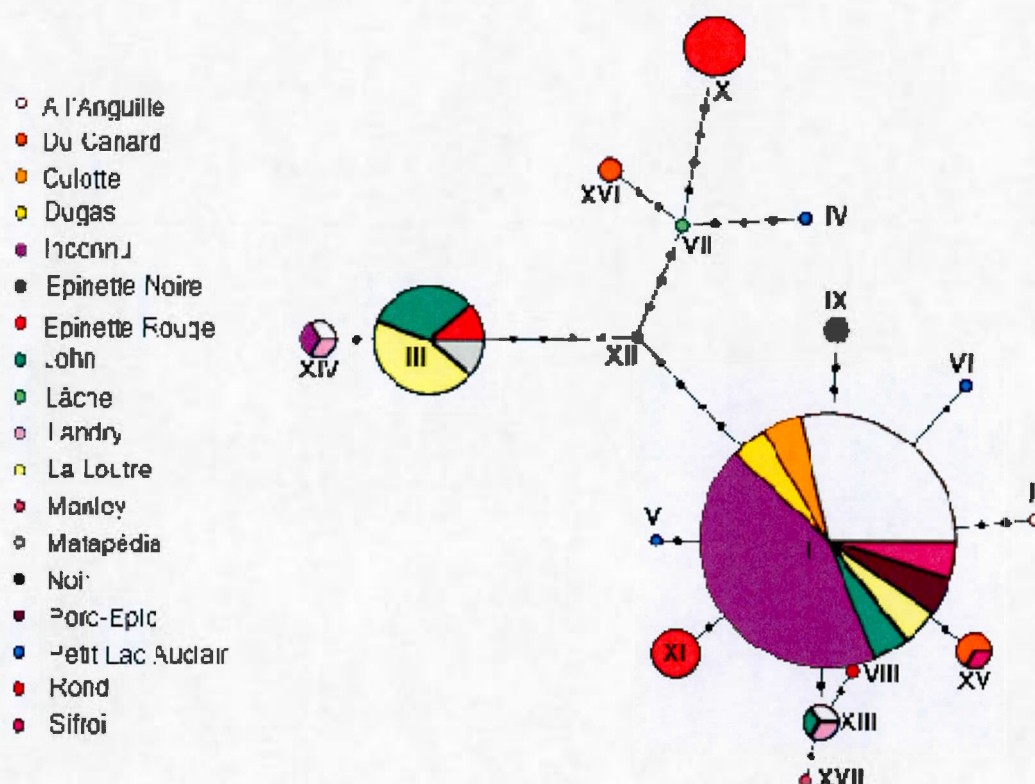


Figure 4.8 Haplotype network for *H. azteca* species C in the lakes of the study region. Each pie chart represents a single haplotype, with the size of the pie proportional to the number of individuals who possess that particular haplotype. The roman number next to the pie chart identifies the haplotype. Each color represent a different lake where haplotypes are present. The lines between pie charts represent the relation between haplotypes; the number of black dots on a line represents the number of nucleotide differences between two haplotypes.





4.5 Discussion

H. azteca cryptic species communities were weakly but significantly affected by environmental conditions and spatial structure. The fact that environmental variables explained a small part of the community variation in the variation partitioning analysis suggests that environmental species sorting probably had a minor role in the dynamic of the amphipod communities of the study region. This is an interesting result because we included in the analysis parameters like DOC, pH and water conductivity that are known to affect the presence of amphipods in lakes (Normand, 2009; Kielstra, 2014). Our results suggest that amphipods of the *H. azteca* complex reacted mostly in a similar way to these parameters, which is congruent with the idea that cryptic species might share close environmental requirements.

However, results from recent studies suggest that *H. azteca* amphipods could be submitted to environmental species sorting under extreme conditions. These studies show that different species of the *H. azteca* complex have different tolerances to pollutants and that species differently colonize polluted lakes that were historically acidified and contaminated with metals (Babin-Fenske *et al.*, 2012; Soucek *et al.*, 2013; Weston *et al.*, 2013; Leung, 2014). Such results suggest that physiological differences could exist among cryptic species of the complex and could be especially important in the formation of communities in extreme environments. Even if it was weak, pH had a significant impact on the communities of our study region, which agrees with some results found for polluted lakes (Babin-Fenske *et al.*, 2012). However, lakes of our study region were mostly well preserved and located in natural reserves. In this context, environmental conditions may not be variable enough among lakes to allow environmental species sorting to have a large impact in the

study region, suggesting that species of the complex have environmental requirements that at least highly overlap in natural environments.

Even if it explained more variation than environmental variables, spatial structure also explained a small part of the variation in the amphipod communities among lakes; this suggests that amphipod species probably had access to most lakes of the study region with minimal effect of geographic distance and barriers. Among the MEM variables, MEM 6 shows that communities had similar species compositions among many lakes from the Rimouski and Matapédia-Ristigouche drainage basins. As many of these lakes are geographically close to one another, but not all connected via watercourses, these similar species compositions may be explained by a common spatially-structured historical event that influenced the colonization of these lakes by the amphipods (Legendre and Legendre, 2012). The dynamics of these communities could also be influenced by overland dispersal via the fur of semi-aquatic mammals that are more spatially limited than birds for dispersal but not limited to watercourses like amphipods (Peck, 1975; Daborn, 1976; Swanson, 1984; Bilton *et al.*, 2001). Other MEM variables are more difficult to interpret, but could be linked with unmeasured spatially structured environmental variables or past events that still show their influence on the present communities (Borcard *et al.*, 2011; Legendre and Legendre, 2012). The Mantel test further confirms that linear overland distance between lakes had a little but significant role to explain variation in beta diversity among the amphipod communities. This suggests that the decay of communities' similarity with geographic distance was weak for amphipod communities in the study region.

Our study shows that communities of amphipods were probably weakly affected by the spatial structure of the region and by local environmental conditions, suggesting a limiting role for dispersal limitation by geographic distance and for niche-based processes like species sorting. However, dispersal rates among communities are not taken into account by the variation partitioning analysis (Logue *et al.*, 2011). It is nonetheless an important parameter to consider when interpreting results of such analysis since the dispersal rates of each species between communities will determine if communities of the region are connected into a metacommunity and which metacommunity paradigms (patch-dynamic, species-sorting, mass-effect or neutral) will be observed (Holoak *et al.*, 2005; Logue *et al.*, 2011). Molecular analyses presented here and elsewhere (Vergilino *et al.*, in preparation) of the populations of each species suggest that *H. azteca* amphipods probably had low dispersal rates among the lakes of our study region. The high number of COI haplotypes for each species, their distribution pattern in the study region, the significant pattern of IBD for species A and the morphological differences among populations of species A and C from different lakes, suggesting local variation or adaptation, may imply that the populations of each species were more or less isolated in the lakes of the study region. This observation agrees with other studies using molecular data that suggested that *H. azteca* amphipods have low dispersal rates among intermittent and perennial streams and reservoirs of southern California (Zickovich and Bohonak, 2007) and among closed basins in the Great Basin of western North America (Stutz *et al.*, 2010). To allow species sorting to occur, the dispersal rates of species among communities must be high enough to allow all species to have access to each site of the metacommunities but low enough to avoid a species to be rescued from local extinction by dispersal from other communities of the region via a source-sink dynamic (Leibold *et al.*, 2004; Holoak *et al.*, 2005). It is possible that the dispersal rates of amphipods were not high enough to allow species sorting to occur in the study region. However, the fact that *H. azteca* amphipods in the recent years are colonizing differently lakes recovering from pollution in the area

of Sudbury (Ontario, Canada) (Babin-Fenske *et al.*, 2012, Kielstra, 2014) suggests that dispersal rates of *H. azteca* amphipods could at least be high enough to allow environmental species sorting in a region where lakes with highly different environmental conditions occur. This observation reinforces the idea that we may have observed a weak species sorting in our study region mainly because environmental conditions were not variable enough to affect differently species of the complex.

The weak role of species sorting suggests that ecological drift could have an important role to explain species assemblages in the study region. However, the fact that an important level of variation in communities remained unexplained by the variables included in our variation partitioning analysis suggests that non-spatially structured environmental factors and biotic factors not included in our analysis and non-spatially structured historical events could also have played an important role in the formation and the dynamic of amphipod communities (Legendre and Legendre, 2012).

Among environmental variables not included in our analysis, the presence of macrophyte communities, the sediment type and the presence of organic debris could potentially influence the species of the complex differently. It was reported recently that the occurrence of macrophyte communities in the littoral zone of a lake is an important parameter to explain the colonization of a site by *H. azteca* amphipods (Kielstra, 2014). Information on macrophyte communities was not included in our variation partitioning analysis because macrophyte communities were not well developed in the lakes at the time when we sampled amphipods. Previous studies have shown that *H. azteca* amphipods can distribute differently in macrophyte

communities within lakes (Thomas *et al.*, 1997; Wellborn and Cothran, 2007). Macrophytes act for invertebrates both as refuges from predators, as potential food sources and as growing supports for epiphytes, another food source (Smock and Stoneburner, 1980; Carpenter and Lodge, 1986). Since species of the complex sometimes have different predation risks and competitive performances (Wellborn and Cothran, 2007; Cothran *et al.*, 2013; Smith, 2013), they may benefit differently from the development of macrophyte communities during the open-water season, and species might distribute among lakes depending on their presence in the littoral zone. Sediments and organic detritus often play similar roles than macrophytes for amphipods, both as food sources and refuges against predators (Hargrave, 1970a; Dionne, 2009; Dionne *et al.*, 2014). For this reason, the sediment type (clay, silt, sand, pebbles, boulders) and the presence of organic debris could also have a different impact depending on the species of the complex. On a side note, further studies should also try to measure physicochemical parameters just above the sediment-water interface as it could better reflect the environmental conditions experienced by the amphipods than measurements made in the water column above the sediments.

The high level of unexplained variation in the variation partitioning analysis might also suggest that the distribution of amphipods was importantly affected by historical events that are not spatially structured. Colonization of lakes via birds might explain a distribution of amphipods that is not spatially structured since birds are themselves less limited by spatial structure for their dispersal than amphipods themselves and semi-aquatic mammals. Since the study region is located in an area that was covered by ice during the last glaciation (Hétu, 1998), the present species distribution could also reflect the colonization of lakes at the end of the last glaciation (Witt and Hebert, 2000).

The effects of biotic factors like interspecific competition and predation were not taken into account by our variation partitioning analysis. However, the pairwise analysis of species co-occurrence suggests that interspecific competition among *H. azteca* species probably did not explain the species associations observed in the lakes of our study region. Most species associations were identified as random by the probabilistic model, suggesting an important role for neutral processes to explain species associations at the regional scale. This is an interesting result because this situation occurs between *H. azteca* species that have potentially ecologically important morphological differences among them and among *H. azteca* amphipods and *G. lacustris* amphipods that have a much larger adult size. Such a situation might be a concrete demonstration of the complex interactions in communities among neutral and niche processes (Gravel *et al.*, 2006). A similar situation was observed for the pairwise analysis of the co-occurrence of amphipod species with the fish predators. The positive associations between *H. azteca* species B and C, between species B and *C. neogaeus* and between species C and *R. atratalus* might simply reflect that these species have environmental requirements that are similar. No significant negative association was observed between species of the study region; this suggests that no amphipod species was excluded from the lakes by other amphipod species via competition or depleted by fish via predation. This is an interesting result because it was found experimentally that some species of the *H. azteca* complex have different competitive abilities and predation risks from fish (Wellborn, 2002; Cothran *et al.*, 2013; Smith, 2013), and that species of the complex can distribute within lakes according to the predation risk from fish (Wellborn and Cothran, 2007). This suggests that competition and predation from fish are probably important to explain the distribution of amphipod species within lakes, but not to explain the presence or the absence of species in the lakes of a region.

On a side note, we observed morphological variation among *H. azteca* populations of species A and C (in body size for species A, in the presence of dorsal spines for species C), even for amphipods from the same haplotype but from different lakes. This variation could be associated with local adaptations or with phenotypic plasticity that would enable the populations of these species to exploit different ecological niches among lakes. If it is the case, it could suggest that at least some species of the complex do not always occupy the same ecological niche in the littoral zone of lakes; variation in the distribution of species A and C in the littoral zone of different lakes of a region are indeed reported by Smith (2013). Thus, it is possible that even a single species could be differently affected by environmental conditions and/or biotic processes among lakes. This could potentially further complicate the interactions among species of the complex.

4.6 Conclusion

To conclude, our study suggests that, at the scale of multiple lakes, cryptic species communities were weakly affected by spatial structure, environmental conditions, interspecific competition and predation from fish. This suggests that species sorting and the decay of communities's similarity with geographic distance had small but significant roles in shaping the communities we observed in lakes of the region; local ecological drift, non-spatially structured environmental variables that were not included in our analysis and non-spatially structured historical events were probably more important.

To better understand the dynamic of cryptic species communities at the regional scale, further studies should focus on getting information on the dispersal rates of these amphipods among lakes, both via watercourses and overland. To this end, molecular analyses using different types of molecular markers (Broquet and Petit, 2009; Narum *et al.*, 2013) could be useful to study gene flow among lake populations and infer dispersal rates among different lakes. Even if it is more difficult logistically, the direct observation of dispersal events should also be considered, in particular to evaluate the role and the rate of passive dispersal of amphipods via semi-aquatic animals. Indeed, evidences suggesting the plausibility of this dispersal mode for *H. azteca* amphipods are so far mostly anecdotal (Peck, 1975; Daborn, 1976; Swanson, 1984; Bilton, 2001; Figuerola and Green, 2004). As lakes are heterogeneous habitats, sampling multiple sites per lake would also allow to take into account potential intra-lake variability in species distribution and lower the chances to miss species during sampling. Finally, the interaction *in situ* of each species of the complex with other invertebrate competitors inhabiting the littoral zone of lakes and with parasites should also be explored.

4.7 Acknowledgements

We thank Félix St-Pierre, Astrid Tempestini and Geneviève Allard for their help during fieldwork, Aurore Levivier for her help during molecular analyses, Mathilde Couturier, Gwenaëlle Chaillou and Mélanie Simard for their help with physicochemical measurements, Marie-Andrée Roy for her help with GIS data, Maxime Gendron and Richard Cloutier for the fish database, Richard Cloutier for the equipment for the morphological analyses and Alain Caron for his advice with statistical analyses. We thank Réserve faunique Duchénier, Réserve faunique de Rimouski, Réserve faunique de Matane, ZEC Bas-Saint-Laurent, ZEC Owen and

many citizens of Bas-Saint-Laurent and Gaspésie for access at the study lakes. This work was supported by grants to CN and FD and a scholarship to KD from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, by a scholarship to KD from EnviroNord and a travel grant to KD from l'Association Internationale des Études Québécoises. This study is a contribution to the research program of the Centre d'études nordiques and of the Centre de la science de la biodiversité du Québec.

CHAPITRE V

CONCLUSION GÉNÉRALE

5.1 Contexte et originalité de l'étude

Plusieurs mécanismes liés à la niche écologique, à la dérive écologique, à la dispersion et à la spéciation participent à la formation et à la dynamique des communautés tant à des échelles locales que régionales (Vellend, 2010; Logue *et al.*, 2011; Legendre et Legendre, 2012). Toutefois, le rôle et l'importance de ces mécanismes sont souvent difficiles à distinguer car ces mécanismes peuvent interagir, et des mécanismes différents peuvent mener à la formation de communautés semblables (Vellend, 2010; Logue *et al.*, 2011). Dans ce contexte, les communautés d'espèces cryptiques semblent particulièrement intéressantes pour étudier le rôle des mécanismes liés à la dérive écologique et à la dispersion. En effet, ces espèces morphologiquement proches sont soupçonnées d'être écologiquement équivalentes et d'avoir des valeurs adaptatives qui se chevauchent beaucoup (McPeck et Gomulkiewicz, 2005; Leibold et McPeck, 2006). De fait, des chevauchements de niches écologiques sont souvent rapportés chez les espèces phénotypiquement proches; plus les espèces sont semblables, plus le chevauchement est important (Grassle et Grassle, 1977; Cothran *et al.*, 2013; Smith, 2013). Il est supposé que l'association en communautés de telles espèces est davantage affectée par la dispersion et par la dérive écologique que par les conditions environnementales locales ou par les interactions entre espèces (compétition, prédation, mutualisme,

parasitisme). Cette recherche de doctorat avait pour but d'approfondir nos connaissances sur le rôle respectif des mécanismes liés à la niche écologique et ceux liés à la dérive écologique et à la dispersion dans la formation des communautés d'espèces cryptiques en utilisant comme modèle les amphipodes du complexe d'espèces cryptiques *Hyalella azteca*.

Au cours des dernières années, plusieurs études se sont intéressées au complexe d'espèces *H. azteca* afin de comprendre les mécanismes impliqués dans la formation de communautés d'espèces semblables (Wellborn et Cothran, 2007; Dionne *et al.*, 2011; Cothran *et al.*, 2013; Smith, 2013). Ces études se sont surtout intéressées aux communautés à une échelle locale (à l'échelle du site ou du lac). La présente thèse tire son originalité du fait que nous avons vérifié le rôle de mécanismes tant à l'échelle locale (niche trophique dans les chapitres 2 et 3) qu'à l'échelle régionale (niche vs. dérive écologique et dispersion à l'échelle de plusieurs lacs formant potentiellement une métacommunauté dans le chapitre 4). Il s'agit de la première étude à chercher des différences de niches trophiques entre différentes espèces du complexe; il était auparavant supposé que les espèces du complexe avaient des niches trophiques qui se chevauchaient probablement (Wellborn, 2002). La plupart des informations qui étaient alors disponibles sur la diète de ces amphipodes (Embody, 1911; Hargrave, 1970c) dataient de l'époque pendant laquelle *H. azteca* n'était pas connu comme un complexe d'espèces cryptiques. Nous avons étudié la niche trophique de différentes espèces à l'aide des isotopes stables du carbone et de l'azote, une approche qui est encore rarement utilisée afin d'étudier la diète d'espèces cryptiques (J.-B. Favier 2012, communication personnelle). Dans le chapitre 2, nous comparons pour la première fois les facteurs de fractionnement isotopique entre des espèces cryptiques; il s'agit également de la première fois où des facteurs de fractionnement isotopiques et des taux de renouvellement de tissus sont rapportés

pour des espèces d'amphipodes d'eau douce. Il s'agit de la première étude à trouver des différences de fractionnement isotopique aussi marquées entre des animaux aussi proches (de la même espèce ou d'espèces différentes). Dans le chapitre 3, nous comparons la composition isotopique des espèces cryptiques entre elles et avec leurs sources de nourritures potentielles en tenant compte des variations spatiales et temporelles; les études écologiques utilisant les isotopes stables abordent rarement ces deux types de variations en même temps. Enfin, dans le chapitre 4, nous utilisons différents outils statistiques (partitionnement de variation, test de Mantel et le modèle probabiliste de Veech (2013) pour analyser la co-occurrence) afin d'identifier les mécanismes impliqués dans la variation des communautés (composition en espèces et abondances des espèces) entre un nombre élevé (64) de lacs d'une région. À l'heure actuelle, il s'agit de l'étude la plus ambitieuse visant à décrire les communautés de *H. azteca* d'une région. Il s'agit aussi d'une étude originale de par l'intérêt qu'elle porte à la fois aux rôles des mécanismes spatiaux et environnementaux dans la formation des communautés d'espèces cryptiques à l'échelle régionale.

5.2 Rappel des objectifs

L'objectif général de mon projet de recherche doctorale était de déterminer quels mécanismes permettent aux espèces cryptiques d'amphipodes du complexe d'espèces *H. azteca* de co-occurrencer dans la zone littorale des lacs. Pour ce faire, nous nous sommes intéressés à des mécanismes survenant tant à l'échelle locale du lac qu'à l'échelle régionale. Notre objectif général était divisé principalement en deux sous-objectifs. Premier sous-objectif : à l'échelle locale (le lac), vérifier si les différentes espèces cryptiques du complexe *H. azteca* se nourrissent sur des diètes différentes. Pour cet objectif, nous avons échantillonné des amphipodes dans trois lacs du Bas-Saint-Laurent à trois sites par lac et trois dates et utilisé les isotopes stables du

carbone et de l'azote pour comparer la composition isotopique des amphipodes avec celles de leurs nourritures potentielles. Deuxième sous-objectif : à l'échelle régionale (plusieurs lacs), déterminer l'importance relative des procédés spatiaux, environnementaux et biotiques pour expliquer la composition des communautés d'espèces cryptiques d'amphipodes *H. azteca*. Pour cet objectif, nous avons échantillonné et identifié à l'espèce des amphipodes dans 64 lacs du Bas-Saint-Laurent et de la Gaspésie pour lesquels nous avons également mesuré divers paramètres physicochimiques.

Les objectifs spécifiques de la thèse étaient les suivants :

Objectif 1 : Fractionnement isotopique et renouvellement des tissus des amphipodes (chapitre 2)

Comme nous comptons utiliser les isotopes stables du carbone et de l'azote afin de déduire la diète des amphipodes *in situ*, il était nécessaire de calculer au préalable expérimentalement le facteur de fractionnement des amphipodes sur leur nourriture. Le premier objectif de ma thèse était de déterminer le fractionnement isotopique du carbone et de l'azote de différents amphipodes du complexe *H. azteca* et de déterminer le temps pris par les tissus des amphipodes pour atteindre l'équilibre isotopique avec leur nourriture. Pour ce faire, nous avons comparé la composition isotopique en carbone et en azote d'amphipodes de différentes espèces cryptiques et de différents lacs lorsqu'ils se nourrissaient sur différentes sources de nourritures jusqu'à ce qu'ils soient en équilibre isotopique avec leur nourriture. Nous avons testé les hypothèses (1) que les amphipodes ont des taux de fractionnement des isotopes

stables du carbone et de l'azote différents selon leur espèce cryptique et (2) que les amphipodes ont des taux de fractionnement différents selon la nourriture sur laquelle ils se nourrissent.

Objectif 2 : Diète des espèces cryptiques de *H. azteca* dans les lacs (chapitre 3)

L'un des mécanismes qui a été proposé pour expliquer la coexistence des espèces cryptiques du complexe *H. azteca* est l'existence possible d'un compromis entre les espèces dans leur capacité à fuir les prédateurs et à exploiter les ressources (Wellborn et Cothran, 2007). En effet, il a été trouvé que des amphipodes d'un même écomorphe (variante morphologique d'une espèce que l'on retrouve dans un milieu donné selon le contexte écologique qui y prévaut) peuvent avoir des risques de prédation par les poissons différents et que les espèces peuvent avoir des capacités différentes à compétitionner lorsqu'elles sont nourries sur un seul type de nourriture (Cothran et al., 2013; Smith, 2013). Toutefois, la diète spécifique des différentes espèces du complexe est encore mal connue. Les milieux lentiens sont des milieux hétérogènes (Wetzel, 2001); il se pourrait fort bien que les différentes espèces du complexe *H. azteca* se nourrissent dans leur milieu sur des sources de nourritures différentes, ce qui leur permettrait d'éviter la compétition entre espèces pour les ressources alimentaires. Le deuxième objectif de ma thèse était de déterminer si les amphipodes du complexe *H. azteca* ont des diètes différentes dans les lacs. Pour atteindre cet objectif, nous avons comparé la composition en isotopes stables du carbone et de l'azote d'amphipodes de différentes espèces du complexe entre elles et avec celles de sources de nourritures potentielles retrouvées dans leur habitat. Nous avons testé les hypothèses que (1) les espèces cryptiques ont des rapports en isotopes stables du carbone et de l'azote différents, (2) que les amphipodes ont des rapports en

isotopes stables du carbone et de l'azote différents selon la profondeur à laquelle ils ont été échantillonnés et (3) que les amphipodes ont des rapports en isotopes stables du carbone et de l'azote différents selon le mois de l'année.

Objectif 3 : Répartition des espèces cryptiques à l'échelle régionale (chapitre 4)

À l'échelle régionale, les communautés peuvent différer dans la composition et dans l'abondance de leurs espèces parce que les espèces peuvent se distribuer différemment sur le territoire en fonction de leur capacité à performer dans un milieu (procédé correspondant à la perspective du « tri des espèces » de Leibold *et al.* (2004) et Holyoak *et al.* (2005)) ou parce que la dispersion des espèces est freinée ou arrêtée par la présence d'obstacles entre les communautés (Soininen *et al.*, 2007). Les communautés peuvent également subir un déclin de la similarité de leurs compositions en espèces en fonction de la distance géographique croissante entre les sites. Cela peut être dû à des conditions environnementales changeantes en fonction de la distance géographique car les sites rapprochés ont souvent des conditions environnementales qui se ressemblent davantage que les sites éloignés ou cela peut être dû à des limitations de dispersion croissantes avec la distance géographique (Nekola et White, 1999; Soininen *et al.*, 2007). À l'heure actuelle, la distribution des espèces du complexe *H. azteca* à l'échelle régionale est mal comprise (Witt et Hebert, 2000; Wellborn et Broughton, 2008). En soi, les amphipodes du complexe semblent être de faibles disperseurs entre plans d'eau car leur capacité à migrer est limitée par l'absence de stades résistants à la dessiccation (Smith, 2001); toutefois, des indices suggèrent que les amphipodes pourraient se disperser par le biais de mammifères et d'oiseaux semi-aquatiques (Peck, 1975; Swanson, 1984; Bilton *et al.*, 2001), ce qui pourraient accroître de façon appréciable leur capacité à se disperser entre lacs sans

être limités à la dispersion par cours d'eau. Lorsque les *Hyaella* réussissent à atteindre un nouveau plan d'eau, ils ont toutefois d'excellentes chances de survie et réussissent relativement souvent à établir une population (Wellborn et Capps, 2013). Le troisième objectif de ma thèse était de déterminer l'importance relative des procédés spatiaux, environnementaux et biotiques pour expliquer la composition des communautés d'espèces cryptiques d'amphipodes *H. azteca* dans les lacs à l'échelle régionale. Pour cet objectif, nous avons échantillonné et identifié à l'espèce des amphipodes dans 64 lacs du Bas-Saint-Laurent et de la Gaspésie pour lesquels nous avons également mesuré divers paramètres physicochimiques. Nous avons testé les hypothèses (1) qu' en milieux naturels, les conditions environnementales expliquent peu la variation de la composition en espèces des communautés d'amphipodes entre lacs, (2) que la structure spatiale entre lacs explique une part importante de la variation de la composition en espèces des communautés d'amphipodes, (3) qu' il y a un déclin de la similarité des communautés d'amphipodes en fonction de la distance géographique entre lacs, (4) que les espèces cryptiques de *H. azteca* sont associées aléatoirement entre elles dans la zone littorale des lacs et (5) que les espèces cryptiques de *H. azteca* sont associées aléatoirement avec les espèces de poissons prédatrices dans la zone littorale des lacs.

5.3 Principaux résultats

5.3.1 Fractionnement isotopique et taux de renouvellement des tissus

Le premier objectif était de déterminer le fractionnement isotopique du carbone et de l'azote de différents amphipodes du complexe *H. azteca* et de déterminer le temps pris par les tissus des amphipodes pour atteindre l'équilibre

isotopique avec leur nourriture. Pour ce faire, nous avons comparé la composition isotopique en carbone et en azote d'amphipodes de différentes espèces cryptiques (espèces B et C) et de différents lacs du Bas-Saint-Laurent (lacs des Baies, Ferré et France) lorsqu'ils se nourrissaient sur différentes sources de nourritures (feuilles de bouleau conditionnées, périphyton et cyanopériphyton) jusqu'à ce qu'ils soient en équilibre isotopique avec leur nourriture.

Nous avons trouvé que les amphipodes avaient des différences significatives dans leurs facteurs de fractionnement isotopiques entre les traitements (environ 3,0‰ à la fois pour le carbone et l'azote). Le fractionnement isotopique des amphipodes sur le carbone était davantage affecté par le type de nourriture. Les amphipodes avaient des facteurs de fractionnement isotopiques pour le carbone significativement plus élevés lorsqu'ils se nourrissaient sur les feuilles de bouleau conditionnées que sur le périphyton. Il est possible que les amphipodes soient capables de faire une sélection fine des composés de leur nourriture qu'ils assimilent, ce qui pourrait expliquer les différences de facteurs de fractionnement observées entre les nourritures. En soi, les feuilles d'arbres sont relativement peu assimilées par les amphipodes par rapport au périphyton (Dionne, 2009); il est possible que le fractionnement isotopique du carbone sur les feuilles reflète la sélection préférentielle par les amphipodes des composés liés aux fungi et au conditionnement des feuilles par rapport aux molécules de structure des feuilles, plus difficiles à digérer (Anderson et Cummins, 1979; Bärlocher, 1985; Graça, 2001). Les amphipodes de l'espèce B du lac des Baies avaient aussi des valeurs de fractionnement isotopiques plus élevées pour le carbone lorsqu'ils se nourrissaient sur les feuilles de bouleau conditionnées et sur le périphyton que les amphipodes de l'espèce C du lac Ferré et du lac France. Ces différences pourraient être liées à d'éventuelles différences physiologiques entre les espèces qui feraient que les espèces assimilent différemment les éléments de la

nourriture qu'ils ingèrent; néanmoins, comme les amphipodes provenaient tous de lacs différents, ces différences pourraient être liées à des adaptations différentes des amphipodes aux conditions environnementales de leurs lacs respectifs.

Pour le fractionnement isotopique de l'azote, l'interaction entre le lac d'origine des amphipodes et le type de nourritures sur lequel ils se nourrissaient était significative; néanmoins, le lac d'origine des amphipodes avait probablement un impact plus grand que le type de nourriture. Pour tous les types de nourritures, les amphipodes de l'espèce C du lac Ferré avaient un facteur de fractionnement isotopique significativement plus grand pour l'azote que celui des amphipodes de l'espèce B du lac des Baies ou de l'espèce C du lac France. Les amphipodes de l'espèce C du lac France se nourrissant sur le périphyton avaient également un facteur de fractionnement isotopique pour l'azote plus bas que les facteurs de fractionnement isotopique des amphipodes se nourrissant sur d'autres nourritures exceptés les amphipodes de l'espèce B du lac des Baies qui se nourrissaient sur les feuilles de bouleau conditionnées. Des différences physiologiques entre les amphipodes pourraient également expliquer les différences de fractionnement isotopique observées pour l'azote; toutefois, ces différences sont clairement liées au lac de provenance des amphipodes et non à l'espèce étant donné que les amphipodes des lacs Ferré et France, appartenant tous à l'espèce C, avaient des facteurs de fractionnement différents pour l'azote. À ce sujet, il est à noter que les amphipodes de l'espèce C des lacs Ferré et France avaient de faibles taux de survie lorsqu'ils se nourrissaient sur le cyanopériphyton, ce qui suggère que cette nourriture ne parvenait pas à combler leurs besoins en nutriments, ce qui pourrait biaiser les facteurs de fractionnement isotopiques que nous avons mesurés pour ces amphipodes sur cette nourriture.

Pour tous les lacs, la comparaison de la composition isotopique des amphipodes de l'expérience visant à mesurer le fractionnement isotopique avec celle d'amphipodes récoltés dans les lacs au début de l'expérience suggère que les amphipodes dans les lacs se nourrissaient probablement sur des feuilles d'arbres conditionnées.

L'expérience visant à mesurer le taux de renouvellement des tissus des amphipodes suggèrent que les amphipodes de l'espèce B du lac des Baies ont des taux de demi-vie de 10,4 jours pour le carbone et de 13 jours pour l'azote. Cela suggère que l'expérience visant à mesurer le fractionnement isotopique était assez longue pour que les amphipodes atteignent un équilibre isotopique avec leur nourriture.

Même si notre étude ne permet pas de distinguer l'effet du lac de provenance des amphipodes de l'effet de l'espèce cryptique du complexe, le fait que nous montrions que des organismes aussi semblables (d'une même ou de différentes espèces cryptiques) puissent avoir des différences aussi importantes dans leurs facteurs de fractionnement renforce l'idée qu'il est préférable d'utiliser le plus possible des facteurs de fractionnement isotopiques spécifiques pour reconstruire la diète *in situ* d'organismes (Spence et Rosenheim, 2005; Bond et Diamond, 2011).

1. *Les amphipodes peuvent avoir des taux de fractionnement des isotopes stables du carbone et de l'azote différents selon leur lac d'origine.*

2. *Les amphipodes peuvent avoir des taux de fractionnement des isotopes stables du carbone et de l'azote différents selon la nourriture sur laquelle ils se nourrissent.*

5.3.2 Diète des espèces cryptiques dans les lacs

Le deuxième objectif était de déterminer si les amphipodes du complexe *H. azteca* ont des diètes différentes dans les lacs. Pour atteindre cet objectif, nous avons comparé la composition en isotopes stables du carbone et de l'azote d'amphipodes de différentes espèces du complexe entre elles et avec celles de sources de nourritures potentielles retrouvées dans leur habitat. Afin de tenir compte de la variabilité spatio-temporelle des lacs, les amphipodes ont été échantillonnés dans trois lacs boréaux à trois sites, deux profondeurs et trois dates de la saison sans glace.

La composition en espèces des amphipodes que nous avons échantillonnés variait entre les lacs, les sites, la profondeur et le mois d'échantillonnage. Dans chaque lac, les amphipodes de différentes espèces avaient souvent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ qui se chevauchaient, ce qui suggère qu'ils avaient des diètes qui se chevauchaient aussi. Des différences significatives ont été trouvées au lac Ferré et au lac Neigette entre des amphipodes de différentes espèces, mais de telles différences étaient également observées entre des amphipodes d'une même espèce échantillonnés à des profondeurs différentes. Cela suggère que les amphipodes échantillonnés à différentes profondeurs pouvaient avoir des diètes différentes, mais que ces différences n'étaient pas liées à des différences dans les niches trophiques des espèces. Pour le lac des Baies et le lac Neigette, des différences plus petites, pas toujours significatives mais constantes, étaient aussi observées dans les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ entre des amphipodes d'une même espèce échantillonnés à des profondeurs différentes, ce qui suggère que les amphipodes échantillonnés à des profondeurs différentes se nourrissaient probablement sur une source de nourriture qui a une composition isotopique qui peut varier avec la profondeur (Hecky et Hesslein, 1995; MacLeod et Barton, 1998; Syväranta *et al.*, 2006). Dans le cas du lac Ferré, la

variation entre la composition isotopique d'une même espèce avec la profondeur n'était peut-être pas observée à certains sites car les amphipodes de l'espèce C échantillonnés dans la zone peu profonde étaient probablement des migrants de la zone profonde où ils étaient trouvés dans les communautés de macrophytes en haute densité. Des variations temporelles dans la composition isotopique d'amphipodes d'espèces différentes et/ou échantillonnés à des profondeurs différentes ont également été observés. Ces variations sont probablement expliquées par le fait que la qualité et la quantité des sources de nourritures disponibles dans les lacs varient au cours de l'année (Bohman, 2005; Bjelke *et al.*, 2005), et que les amphipodes pourraient modifier leur diète en conséquence (Dionne *et al.*, 2014).

En utilisant des modèles de mélange pour reconstituer la diète des amphipodes, nous avons trouvé que les détritits de feuilles terrestres formaient pour tous les mois une part importante de la diète de toutes les espèces d'amphipodes trouvées au site 1 du lac des Baies. Au lac Ferré, les amphipodes de toutes les espèces se nourrissaient probablement à tous les mois sur un mélange de détritits de feuilles terrestres, de matière organique provenant des sédiments et, dans une moindre mesure, de périphyton. Il s'agit d'un résultat surprenant; étant donné la haute densité des amphipodes dans les communautés de characées, nous nous attendions à ce que l'épiphyton qui pousse sur les characées entre davantage dans la diète des amphipodes. Cela veut dire que les amphipodes ont peut-être une préférence alimentaire pour les détritits de feuilles. D'ailleurs, cela serait congruent avec une observation de Kielstra (2014) qui a trouvé que les amphipodes étaient plus nombreux dans les lacs aux sites qui sont près des sources de détritits organiques terrestres, même pour les sites qui avaient des communautés de macrophytes aquatiques développées. Pour le lac Neigette, les modèles de mélange suggèrent que la matière organique des sédiments était une importante composante de la diète des

amphipodes, bien que les amphipodes avaient probablement des diètes qui se différenciaient davantage que dans les autres lacs, ce qui pourrait être dû au fait que le lac Neigette était un environnement plus hétérogène que les autres lacs. C'était donc probablement un environnement offrant aux amphipodes plus d'opportunités de se distribuer différemment à l'intérieur des sites et de se nourrir sur des nourritures aux compositions en isotopes stables différentes. Pour les lacs des Baies et Neigette, plusieurs groupes d'amphipodes avaient des compositions en isotopes stables qui montraient que nous n'avions pas réussi à échantillonner la ou les sources de nourritures sur lesquelles ces amphipodes se nourrissaient.

Le fait que notre étude trouve que les amphipodes du complexe *H. azteca* semblent avoir des diètes tantôt différentes, tantôt se chevauchant est conséquent avec les résultats d'autres études qui montrent que les amphipodes du complexe peuvent aussi avoir des risques de prédation et des capacités à compétitionner qui diffèrent dans certains cas et qui se chevauchent dans d'autres, et qui semblent parfois varier d'un lac à l'autre (Cothran *et al.*, 2013; Smith, 2013). Nos résultats suggèrent que les amphipodes *H. azteca* pourraient se nourrir principalement sur les sources de nourritures disponibles au site qu'ils occupent plutôt que de se distribuer dans les lacs en fonction d'une source de nourriture spécifique, ce qui suggèrent que les espèces du complexe dans leur ensemble pourraient être omnivores. Cela signifie que la compétition pour les ressources trophiques n'est probablement pas importante la plupart du temps pour expliquer la distribution des différentes espèces de *H. azteca* à l'intérieur des lacs.

1. *Les amphipodes de différentes espèces cryptiques peuvent avoir des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ qui diffèrent dans certains cas, mais qui se chevauchent dans d'autres cas.*
2. *Les amphipodes peuvent avoir des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ qui diffèrent selon la profondeur à laquelle ils ont été échantillonnés.*
3. *Les amphipodes peuvent avoir des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ qui varient selon le mois de l'année.*

5.3.3 Répartition des espèces cryptiques à l'échelle régionale

Le troisième objectif était de déterminer l'importance relative des procédés spatiaux, environnementaux et biotiques pour expliquer la composition des communautés d'espèces cryptiques d'amphipodes *H. azteca* dans les lacs à l'échelle régionale. Pour cet objectif, nous avons échantillonné et identifié à l'espèce des amphipodes dans 64 lacs du Bas-Saint-Laurent et de la Gaspésie pour lesquels nous avons également mesuré divers paramètres physicochimiques (pH, conductivité, carbone organique dissous, phosphore total, chlorophylle *a*, matière organique dans les sédiments et indice de développement du lac).

Quatre espèces du complexe *H. azteca*, correspondant aux espèces provisoires A, B, C et D de Vergilino *et al.* (2012), et une espèce d'amphipode non-cryptique, *Gammarus lacustris*, ont été identifiées dans les 64 lacs du Bas-Saint-Laurent et de la Gaspésie (Fig. 5.1). En utilisant le modèle Kimura-2 paramètres, nous avons trouvé que ces espèces ont des divergences nucléotidiques pour un fragment de 541 paires de

bases du gène mitochondrial COI allant de 19,2 à 24,5%. Une analyse en composantes principales montre que des différences morphologiques existent entre certaines espèces, principalement dans la taille du corps des amphipodes et dans la présence et la longueur de leurs mucronations, ce qui pourrait suggérer la présence d'éventuelles différences de niches écologiques entre ces espèces étant donné le lien entre la taille des amphipodes et le risque de prédation et la capacité à compétitionner des amphipodes (Wellborn, 1994; Wellborn, 2002; Cothran *et al.*, 2013; Smith, 2013). Cependant, des différences morphologiques étaient également notables entre les populations de différents lacs des espèces A et C; ces différences morphologiques pourraient être liées à des adaptations locales permettant aux populations de ces espèces de s'adapter à différentes niches écologiques entre les lacs.

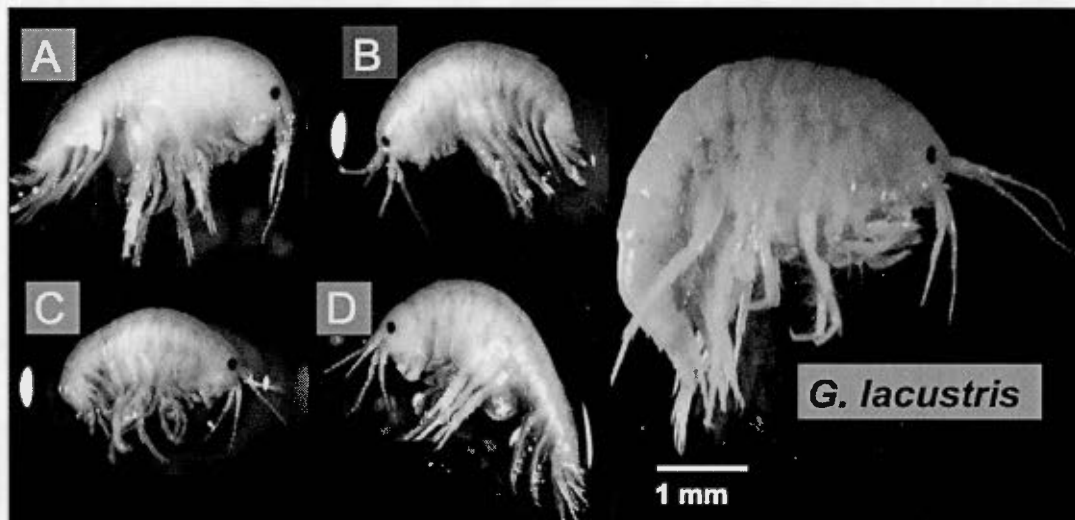


Figure 5.1 Photos à l'échelle d'amphipodes représentant les différentes espèces trouvées au Bas-Saint-Laurent et en Gaspésie. L'amphipode *H. azteca* de l'espèce A provenait du lac Caribou, celui de l'espèce B provenait du lac Bébé, celui de l'espèce C du lac Ferré et celui de l'espèce D et le *Gammarus lacustris* provenaient du lac Inconnu.

Chaque espèce possédait plusieurs haplotypes COI à la grandeur de la région d'étude, allant de 17 pour l'espèce D jusqu'à 51 pour l'espèce A. Pour les espèces B, C et D, il est probable qu'un seul haplotype ait majoritairement colonisé les lacs de la région et que les autres haplotypes aient été produits suite à l'isolement des populations de *H. azteca* dans les lacs. Dans le cas de l'espèce A, il est probable que quelques haplotypes apparentés aient colonisé les lacs de la région et aient produit d'autres haplotypes suite à l'isolement de leurs populations dans les lacs; ensuite, certains de ces haplotypes pourraient avoir colonisé d'autres lacs de la région. Des tests de Mantel sur les distances d'Edwards entre les populations de chaque espèce et la distance géographique entre les lacs ayant subi une transformation logarithmique montrent que seule l'espèce A montre un patron d'isolement par la distance significatif dans la région d'étude. Toutefois, ces analyses moléculaires suggèrent que les populations de chaque espèce ont probablement des taux de dispersion assez faibles entre les lacs de la région, ce qui rejoint les observations faites chez les

amphipodes *H. azteca* dans d'autres systèmes (Zickovich et Bohonak, 2007; Stutz *et al.*, 2010).

Les quatre espèces cryptiques de *H. azteca* et *G. lacustris* étaient souvent trouvées vivant en communautés dans la zone littorale des lacs. Un test de Mantel a montré qu'il y avait une corrélation faible mais significative entre la dissimilarité de Bray-Curtis ayant subi une transformation logarithmique et la distance géographique linéaire entre les lacs. Une analyse de partitionnement de la variation des espèces entre les communautés indique que les variables spatiales, construites en utilisant l'approche des « *Moran's eigenvector maps* » sur les distances géographiques linéaires entre les lacs, expliquaient 11% de la variation en espèces entre les lacs. Cette composante est difficile à interpréter, mais une partie de la structure spatiale serait au moins liée à une série de lacs rapprochés faisant partie de deux bassins versants, ce qui suggère un rôle pour des événements historiques de la région liés à la dispersion des espèces ou à la dispersion des amphipodes par des mammifères semi-aquatiques, plus limités spatialement que les oiseaux. Les variables environnementales, plus particulièrement le pH et la concentration en matière organique des sédiments, et une tendance linéaire expliquaient respectivement 4 et 3% de la variation. La variation résiduelle représentait 80% de la variation. Le fait que les communautés d'amphipodes étaient faiblement affectées par la structure spatiale de la région et par les conditions environnementales locales des lacs suggère que les procédés liés à la niche écologique, en particulier le tri environnemental des espèces (Leibold *et al.*, 2004; Holyoak *et al.*, 2005), et la dispersion limitée en fonction de la distance géographique avaient probablement des rôles limités dans la formation et la dynamique des communautés de la région. Des indices laissent croire qu'un tri environnemental des espèces n'est pas observé dans la région d'étude en raison des conditions environnementales qui ne seraient pas assez variables entre les

lacs pour qu'il se produise, alors qu'il semble à première vue possible dans des régions aux lacs pollués en rémission (Babin-Fenske *et al.*, 2012). Toutefois, il se pourrait aussi que les taux de dispersion entre les lacs soient trop faibles pour permettre au tri environnemental des espèces de se produire. Les procédés liés à la dérive écologique pourraient donc avoir un rôle important pour expliquer les assemblages d'espèces observées dans la région. Néanmoins, le fait qu'un niveau important de la variation entre les communautés était inexpliqué par les variables incluses dans notre analyse de partitionnement de variation suggère que des variables environnementales et des facteurs biotiques non-structurés spatialement qui n'étaient pas inclus dans notre analyse ou des événements historiques non-structurés spatialement (Legendre et Legendre, 2012) pourraient aussi avoir joué un rôle important dans la formation et la dynamique des communautés d'amphipodes.

Les analyses de co-occurrence des paires d'espèces utilisant le modèle probabiliste de Veech (2013) montrent que la plupart des associations entre les espèces cryptiques entre elles et avec les poissons prédateurs étaient classées comme aléatoires. Seules les espèces B et C avaient une association légèrement positive entre elles mais aussi avec le poisson *Phoxinus neogaeus* dans le cas de l'espèce B et avec le poisson *Rhinichthys atratulus* dans le cas de l'espèce C. Ces associations positives entre espèces pourraient simplement refléter que ces espèces ont en fait des besoins environnementaux similaires. Le fait qu'il n'y ait pas d'association négative entre les espèces suggère que, même si la compétition interspécifique et la prédation par les poissons sont probablement importantes pour expliquer la distribution des espèces cryptiques à l'intérieur des lacs (Wellborn et Cothran, 2007; Cothran *et al.*, 2013; Smith, 2013), elles n'expliquent pas la présence ou l'absence des espèces dans les lacs de la région.

1. *En milieux naturels, les conditions environnementales expliquent peu la variation de la composition en espèces des communautés d'amphipodes entre lacs.*
2. *La structure spatiale entre les lacs explique une faible part de la variation de la composition en espèces des communautés d'amphipodes.*
3. *Il y a un déclin faible de la similarité des communautés d'amphipodes en fonction de la distance géographique entre lacs.*
4. *Les espèces cryptiques de *H. azteca* sont le plus souvent associées aléatoirement entre elles dans la zone littorale des lacs.*
5. *Les espèces cryptiques de *H. azteca* sont le plus souvent associées aléatoirement avec les espèces de poissons prédatrices dans la zone littorale des lacs.*

5.4 Portée de l'étude

Le présent projet de recherche doctorale visait à mieux comprendre les procédés impliqués dans la formation et la dynamique des communautés à la fois à des échelles locales et régionales en utilisant comme modèle d'étude le complexe d'espèces cryptiques d'amphipodes *H. azteca*. Nos résultats montrent que les espèces d'un complexe d'espèces cryptiques pouvaient avoir à la fois des différences et des chevauchements dans leurs niches trophiques et dans leurs besoins environnementaux. Cela suggère que les interactions entre certaines espèces du complexe étaient davantage influencées par des procédés liés à la niche écologique alors que les interactions entre d'autres espèces étaient probablement davantage influencées par des procédés liés à la dérive écologique. Ce sont des résultats qui corroborent ceux obtenus par d'autres études qui ont montré que les espèces du

complexe pouvaient avoir des taux de prédation et des capacités à compétitionner qui se différencient dans certains cas et d'autres fois se chevauchent (Wellborn et Cothran, 2007; Cothran *et al.*, 2013; Smith, 2013). Tout comme dans ces études, nos résultats suggèrent que les communautés, mêmes celles impliquant des espèces morphologiquement proches comme les espèces du complexe *H. azteca*, sont probablement affectées à divers niveaux à la fois par les procédés liés à la dérive écologique et à ceux liés à la niche écologique (Gravel *et al.*, 2006).

Dans ce projet, nous avons montré que des amphipodes proches de différentes espèces cryptiques ou provenant de différents lacs pouvaient avoir des différences importantes dans leurs facteurs de fractionnement lorsqu'ils se nourrissent sur des sources de nourriture différentes. Même si notre étude ne permet pas de distinguer l'effet du lac de l'effet de l'espèce cryptique, il s'agit d'un résultat important nous renseignant sur une limite importante de l'utilisation des isotopes stables afin d'inférer la diète d'organismes *in situ*. À l'heure actuelle, à défaut d'avoir accès à de estimations spécifiques, plusieurs études utilisent des facteurs de fractionnement fixes dans leurs modèles de mélange, ou des facteurs de fractionnement estimés pour des groupes d'organismes larges (herbivores, carnivores, mammifères, poissons, oiseaux, invertébrés, etc.) (Vander Zanden et Rasmussen, 2001; Post, 2002; Caut *et al.*, 2009). Étant donné les fortes différences que nous avons observés entre les différents traitements, notre étude conforte l'idée qu'il est préférable d'utiliser des facteurs de fractionnement isotopiques le plus spécifiques possible au système à l'étude pour reconstruire la diète *in situ* des organismes, et ce même pour des organismes en apparence proches (Spence et Rosenheim, 2005; Bond et Diamond, 2011). Cela pourrait être particulièrement important chez les détritivores étant donné leur faible capacité d'assimilation de la nourriture qu'ils ingèrent, ce qui suggère chez eux un rôle

important de l'alimentation sélective pour combler leurs besoins en nutriments (Crawley *et al.*, 2007; Dionne, 2009; Dionne *et al.*, 2014).

Notre projet est également le premier à s'intéresser à la niche trophique des espèces du complexe *H. azteca* dans les lacs. Nos résultats ont montré que les différentes espèces du complexe pouvaient avoir des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ et des utilisations de leur habitat qui parfois se chevauchaient grandement et d'autres fois différaient. Il s'agit d'une étude importante car, en tenant compte de la variabilité spatiale spatio-temporelle dans les compositions isotopiques des amphipodes, nous avons montré que les amphipodes d'une même espèce pouvaient avoir des compositions isotopiques différentes selon la profondeur d'échantillonnage. Nos résultats suggèrent que les amphipodes des différentes espèces ne se répartissent pas dans les lacs selon les ressources alimentaires disponibles et que la compétition interspécifique pour les ressources alimentaires n'est probablement pas importante la plupart du temps pour expliquer la distribution et la diète des amphipodes. Il s'agit de résultats importants pour comprendre la répartition des espèces à l'intérieur des lacs, car ils confirment que, même chez les espèces cryptiques, la compétition interspécifique pour les ressources alimentaires a probablement un rôle moins important que les autres types d'interactions interspécifiques dans la répartition des espèces à l'intérieur des lacs (Wellborn *et al.*, 1996).

Enfin, nos résultats montrent également que les facteurs environnementaux et la structure spatiale expliquent une petite part de la variation de la composition en espèces des communautés à l'échelle d'une région, suggérant des rôles plus importants de la part des procédés liés à la dérive écologique et/ou aux facteurs environnementaux non-spatialement structurés ou aux événements historiques non-

spatialement structurés. Ce sont des résultats intéressants afin de comprendre comment se forment les communautés à l'échelle d'une région. Nous avons montré que des espèces ayant apparemment une capacité de dispersion limitée étaient présentes à la grandeur de la région d'étude. Cela appuie l'idée qu'il serait important de mieux comprendre comment un groupe d'amphipodes n'ayant pas de stade particulier favorisant la dispersion a fait pour être présent à la grandeur du territoire nord-américain (Wellborn et Capps, 2013). Nous montrons également que des espèces cryptiques s'étant probablement réparties dans certaines régions selon les conditions environnementales extrêmes des lacs (Babin-Fenske *et al.*, 2012) ne l'ont pas fait grandement dans une région ayant des lacs en milieux plus naturels. Cela suggère que les espèces du complexe *H. azteca* ont probablement des besoins environnementaux qui se chevauchent beaucoup, mais qu'il y a des valeurs de conditions environnementales au-delà desquels les espèces exhibent des différences écologiques. Enfin, notre étude montre que certains facteurs comme la prédation par les poissons, connue pour structurer les communautés d'espèces cryptiques à l'intérieur des lacs (Wellborn et Cothran, 2007; Cothran *et al.*, 2013; Smith, 2013), ne seraient pas importants pour expliquer la présence ou l'absence des espèces cryptiques à l'intérieur des lacs. Cela montre bien que des mécanismes différents sont importants à l'échelle locale et à l'échelle régionale pour expliquer la répartition des espèces.

5.5 Limitations de l'étude

5.5.1 Fractionnement isotopique et taux de renouvellement des tissus

Les amphipodes du complexe d'espèces cryptiques *H. azteca* pouvaient avoir des facteurs de fractionnement isotopiques différents selon leur lac de provenance et le type de nourriture sur lequel ils se nourrissaient. Toutefois, notre expérience ne permettait pas de distinguer les effets du lac de provenance des amphipodes de celui de l'espèce cryptique puisque ces deux facteurs étaient liés. Pour pallier cette limitation, il aurait fallu échantillonner des amphipodes dans des lacs abritant plusieurs espèces cryptiques ayant des densités élevées dans la zone littorale des lacs. Il s'agit d'une information que nous n'avions pas au moment de l'échantillonnage des amphipodes pour cette expérience; les résultats du chapitre 4 de la présente thèse pourraient aider à sélectionner des lacs où échantillonner des amphipodes pour réaliser une telle expérience. Cela permettrait de contrôler l'effet du lac de provenance des amphipodes sur les résultats. Dans la même veine, nous avons mesuré le taux de renouvellement des tissus afin de vérifier si les amphipodes pouvaient effectivement atteindre un équilibre isotopique avec leur nourriture au cours d'une période de 27 jours correspondant à la durée de l'expérience de fractionnement. Nous avons vu avec des amphipodes de l'espèce B du lac des Baies que c'était effectivement le cas, sauf dans le cas de l'azote lorsque les amphipodes se nourrissaient de feuilles de bouleau; idéalement, le taux de renouvellement des tissus auraient dû être également mesuré avec les amphipodes des autres lacs afin de vérifier si c'était le cas pour eux aussi. Il aurait été aussi préférable de mesurer le fractionnement isotopique du carbone et de l'azote d'amphipodes du lac Neigette afin d'inclure ces mesures dans les modèles de mélange utilisés pour reconstituer la diète des amphipodes de ce lac dans le chapitre 3 de la présente thèse. Cela n'a pas été

effectué ici car le lac Neigette a connu en 2011 (année de l'échantillonnage des amphipodes pour les expériences de fractionnement isotopique) un déclin de sa population d'amphipodes à la suite d'une montée des eaux dans la zone littorale par rapport à 2010 (année de l'échantillonnage pour reconstituer la diète des amphipodes *in situ*) (K. Dionne, 2011, observations personnelles). Ce déclin rendait difficile l'échantillonnage en quantité suffisante d'amphipodes pour réaliser les expériences.

5.5.2 Diète des espèces cryptiques dans les lacs

Les amphipodes du complexe *H. azteca* pouvaient avoir des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ et des utilisations de leur habitat qui parfois se chevauchaient grandement et d'autres fois différaient. Il s'agit d'un résultat important car les études qui s'étaient intéressées jusqu'à maintenant à la diète de ces amphipodes n'avaient pas vérifié si d'éventuelles différences de niches trophiques existaient entre les espèces cryptiques du complexe (Embody, 1911; Hargrave, 1970c; Dionne, 2009; Dionne *et al.*, 2014). Nos résultats sont toutefois essentiellement descriptifs et ne permettent pas d'inférer quels procédés ont mené les amphipodes à avoir la distribution dans les lacs que nous avons observée et à avoir les compositions isotopiques que nous avons mesurées, bien qu'ils nous permettent d'émettre des hypothèses à ce sujet. Par exemple, nous ne pouvons pas savoir si la distribution des amphipodes que nous avons observée dans les lacs est due à la prédation et/ou à la compétition interspécifique comme cela semble possible d'après d'autres études (Wellborn et Cothran, 2007; Cothran *et al.*, 2013; Smith, 2013), si elle est due à des préférences de substrats différentes entre les espèces, etc.

Aussi, bien que les isotopes stables constituent un outil très puissant afin d'inférer la diète *in situ* d'organismes sur une longue période de temps (Eggers et Hefin Jones, 2000; Fry, 2006; Michener et Lajtha, 2007), il y a des limites inhérentes à leur utilisation. D'une part, pour que les modèles de mélange utilisés pour reconstruire la diète des organismes soient efficaces, il est important d'inclure dans les analyses les sources de nourriture sur lesquelles les organismes se sont réellement nourris. Dans le cas contraire, les modèles de mélange comme SIAR tentent tout de même de trouver un pourcentage de contribution pour les sources de nourriture qui ne sont pas réellement utilisées par les organismes (Phillips et Koch, 2002; Parnell *et al.*, 2010). Dans notre étude, nous n'avons inclus dans nos modèles que des sources de nourriture pour lesquelles des observations en laboratoire ont montré que les amphipodes du complexe *H. azteca* étaient capables de s'en nourrir (Embody, 1911; Hargrave, 1970c; Dionne, 2009; Dionne *et al.*, 2014). Néanmoins, il se pourrait que les amphipodes n'aient pas inclus toutes ces sources de nourriture dans leur diète dans les lacs, ou que les espèces cryptiques du complexe aient des capacités différentes à se nourrir sur les différentes sources de nourriture, comme c'est le cas pour d'autres complexes d'espèces cryptiques (Hebert *et al.*, 2004). De plus, pour que leurs contributions soient bien distinguées par un modèle de mélange, il faut que les sources de nourritures aient des compositions en isotopes stables qui se chevauchent peu, ce qui, telle que souligné dans le chapitre 3, n'était pas toujours le cas dans notre étude. L'utilisation en complément d'autres isotopes stables tels que ceux de l'hydrogène ou du soufre pourrait aider à distinguer la contribution à la diète d'animaux des sources de nourritures qui ont des compositions isotopiques pour le carbone et l'azote qui se chevauchent (Fry, 2006; Jardine *et al.*, 2009; Solomon *et al.*, 2011).

Les modèles de mélange sont également très sensibles aux facteurs de fractionnement isotopique utilisés (Caut *et al.*, 2008b; Layman *et al.*, 2012). Il est toujours préférable d'utiliser des facteurs de fractionnement isotopique spécifiques lorsque ceux-ci sont disponibles (Spence et Rosenheim, 2005; Bond et Diamond, 2011). Au cours de notre étude, nous avons utilisé des facteurs de fractionnement issus des mesures que nous avons effectuées lors de l'étude du chapitre 2 sur des amphipodes de différents lacs se nourrissant sur différentes sources de nourriture. Pour l'étude du chapitre 3, nous avons supposé que les amphipodes de différentes espèces d'un même lac et de différentes cohortes avaient des facteurs de fractionnement similaires; néanmoins, des différences physiologiques entre les espèces ou entre les cohortes d'amphipodes pourraient exister (de March, 1978; Dionne, 2009; Dionne *et al.*, 2014) et résulter en des facteurs de fractionnement différents entre ces amphipodes. Néanmoins, cette difficulté à utiliser des facteurs de fractionnement spécifiques à un système en particulier est inhérente aux études utilisant les isotopes stables pour reconstruire la diète d'animaux (Yokoyama *et al.*, 2005; Caut *et al.*, 2009); ceci est symptomatique de notre besoin d'acquérir davantage de connaissances et de mener davantage d'expériences avec les isotopes stables afin de mieux comprendre leur fonctionnement et d'améliorer la précision et la puissance de cet outil dans le futur (Gannes *et al.*, 1997; del Rio *et al.*, 2009).

5.5.3 Répartition des espèces cryptiques à l'échelle régionale

L'utilisation d'une analyse de partitionnement de variation nous a permis de vérifier le lien entre les conditions environnementales des lacs, la structure spatiale de la région et leur action combinée sur la distribution des espèces cryptiques du complexe *H. azteca* entre plusieurs lacs d'une région. Les résultats de cette analyse, agrémentée par des analyses de co-occurrence des paires d'espèces, suggèrent que la

distribution des espèces cryptiques en communautés était peu affectée à l'échelle de plusieurs lacs par la structure spatiale, par les conditions environnementales, par la compétition interspécifique, et par la prédation par les poissons. L'une des limites de l'analyse de partitionnement de variation est qu'il est souvent difficile de faire le lien entre les MEMs, utilisés comme variables spatiales dans l'analyse, et des structures spatiales connues (Logue *et al.* 2011; Legendre et Legendre, 2012). L'analyse nous permet d'avancer que le tri environnemental des espèces et le déclin de la similarité des communautés avec la distance géographique devaient jouer un rôle mineur mais significatif dans la dynamique des communautés de la région, mais ne nous permettent pas de dire quels quels procédés entre la dérive écologique, les variables environnementales non-spatialement structurées et/ou les événements historiques non-spatialement structurés pourraient avoir contribué davantage à la formation des communautés.

Évidemment, le fait de n'avoir échantillonné qu'un seul site par lac ne nous permet pas de tenir compte de la variabilité intra-lac dans la répartition des espèces. Il est donc possible que nous n'ayions pas toujours échantillonné toutes les espèces habitant la zone littorale d'un lac si ces dernières se répartissaient différemment à l'intérieur de celui-ci, comme cela était le cas pour les lacs des Baies et Neigette pour le projet du chapitre 3. À l'échelle de la région, il est toutefois peu probable que des espèces d'amphipodes habitant la zone littorale des lacs aient été omises par notre échantillonnage étant donné le grand nombre d'amphipodes soumis à identification (1920) par rapport au nombre d'espèces identifiées (cinq).

5.6 Perspectives

Mon projet de recherche doctorale a permis d'approfondir les connaissances sur les mécanismes, tant locaux que régionaux, permettant aux espèces cryptiques d'amphipodes du complexe *H. azteca* de co-occurrencer dans la zone littorale des lacs. Toutefois, nos résultats soulèvent eux-mêmes de nouvelles questions et suggèrent des perspectives de recherche.

Quelques-unes de ces questions ont déjà été soulevées plus tôt dans le présent chapitre. Nous avons déjà mentionné qu'il serait intéressant de mesurer les facteurs de fractionnement isotopique d'amphipodes *H. azteca* de différentes espèces provenant d'un même lac; cela permettrait de vérifier si les différentes espèces du complexe peuvent avoir des taux de fractionnement différents tout en contrôlant l'effet du lac de provenance. Il serait également intéressant de comparer les taux de renouvellement des tissus entre les espèces du complexe sur plusieurs nourritures différentes; des taux de renouvellement différents entre les espèces suggéreraient l'existence de différences physiologiques qui mériteraient à leur tour d'être explorées car elles pourraient potentiellement être à la base de différences écologiques entre les espèces. La variabilité intra-lac dans la répartition des espèces mériteraient d'être explorée de façon plus extensive en échantillonnant et en identifiant les espèces cryptiques présentes dans les communautés d'amphipodes à plusieurs sites aux conditions différentes (différents substrats, présence de macrophytes, vitesse de courants différente, différentes profondeurs à l'intérieur du lac, etc.).

Je présente ici également d'autres perspectives qui, à mon avis, constitueraient une suite logique à mon projet de doctorat et permettraient de compléter et d'approfondir les connaissances que nous avons acquises au cours de mon projet.

5.6.1 Critère d'invasibilité

L'une des limites de notre étude était que les analyses que nous avons effectuées ne permettaient pas vraiment de conclure sur les procédés ayant mené aux patrons de distributions des espèces que nous avons observés. Le chapitre 3 permettait essentiellement de vérifier si les espèces du complexe *H. azteca* occupaient des niches trophiques différentes *in situ* alors que l'analyse de partitionnement de variation du chapitre 4 permettaient de vérifier si les abondances des espèces dans les lacs étaient corrélées avec la structure spatiale et les conditions environnementales des lacs. Une prochaine étape serait d'effectuer des expériences permettant de vérifier directement l'action de certains procédés sur les communautés d'espèces cryptiques de *H. azteca*.

Dans un premier temps, évaluer si les espèces du complexe *H. azteca* respectent le critère d'invasibilité nous permettrait de savoir si au moins certaines espèces cryptiques du complexe peuvent coexister de façon stable (Chesson, 1991; Chesson, 2000; Siepielski et McPeck, 2010). Cela renseignerait également sur la présence de différences écologiques entre les espèces puisque la coexistence stable entre des espèces n'est possible que lorsqu'elles occupent des niches écologiques suffisamment différentes pour que l'impact de la compétition interspécifique sur les populations de chaque espèce soit moins important que l'impact de la compétition

intraspécifique (Chesson, 1991; 2000). Des expériences en mésocosmes pourraient être utiles pour vérifier si les espèces d'amphipodes du complexe *H. azteca* respectent le critère d'invasibilité. Il pourrait s'agir de plusieurs enceintes remplies d'un même volume d'eau dans lesquels seraient placés des détritiques de feuilles d'arbres ou des macrophytes en tant que nourritures et d'habitats pour les amphipodes et un ou des prédateurs comme des poissons. La présence des macrophytes et des poissons devraient permettre à un éventuel compromis entre les espèces de *H. azteca* de se manifester si les espèces ont des risques de prédation et des capacités à compétitionner pour les ressources différentes. Les amphipodes seraient ajoutés aux mésocosmes par paires d'espèces seulement; pour faciliter la distinction des espèces lors des manipulations, il serait possible d'utiliser des espèces ayant des différences morphologiques entre elles. Les mésocosmes seraient placés dans des conditions permettant aux amphipodes de se reproduire (de March, 1977; 1978) et seraient laissés ainsi jusqu'à ce que leurs populations semblent atteindre un plateau. De là, la densité de la population d'une des deux espèces serait réduite dans la plupart des mésocosmes tout en gardant une partie des mésocosmes intacts en tant que contrôles. Si les espèces coexistent de façon stable, il est attendu qu'elles respecteront le critère d'invasibilité et que l'espèce dont la population a été abaissée devrait réatteindre les densités de population qu'elle avait à l'équilibre.

5.6.2 Co-occurrence avec d'autres invertébrés

Dans notre étude, nous avons montré à l'aide d'analyses de co-occurrence des paires d'espèces basées sur le modèle probabiliste de Veech (2013) que la plupart des associations entre les espèces cryptiques entre elles et avec les poissons prédateurs étaient aléatoires. Néanmoins, les amphipodes co-occurrent également dans la zone littorale des lacs avec d'autres espèces d'invertébrés qui peuvent être dans certains cas

des compétiteurs pour les amphipodes et dans d'autres cas des prédateurs (Wellborn, 1994; Wellborn, 2002). Il serait intéressant de faire le même genre d'analyses effectuées ici au chapitre 4 en incluant dans les analyses les autres espèces d'invertébrés puisque les espèces cryptiques du complexe *H. azteca* pourraient être affectées différemment par les autres invertébrés si elles ont des différences écologiques entre elles.

5.6.3 Dispersion des amphipodes entre lacs

Nous avons conclu le quatrième chapitre de la présente thèse en appelant des études futures à s'intéresser à étudier la dispersion des invertébrés entre plans d'eau. L'un des points qu'il serait important d'approfondir est de comprendre comment des espèces d'invertébrés qui n'ont pas de stade particulier favorisant la dispersion sont en mesure de coloniser les plans d'eau à la grandeur d'un continent (Wellborn et Capps, 2013). Pour ce faire, il serait important de s'intéresser à la fois à la dispersion limitée au cours d'eau et à celle impliquant un transport des amphipodes par-dessus la terre.

Pour estimer les taux de dispersion entre lacs, des analyses moléculaires utilisant plusieurs marqueurs moléculaires (mitochondriaux et nucléaires) pourraient être envisagées. En effet, ces analyses permettent d'estimer les flux de gènes entre les populations d'une espèce entre lacs et d'obtenir des informations sur le nombre de migrants qui arrivent à s'établir dans une population (Broquet and Petit, 2009; Narum *et al.*, 2013). Étant donné que les amphipodes du complexe d'espèces *H. azteca* doivent être distingués en utilisant des outils moléculaires, il s'agit d'analyses qui

peuvent être effectuées en complément d'un projet comme celui présenté au chapitre 4 de la présente thèse (Vergilino *et al.*, en préparation).

L'importance des animaux à plumes ou à fourrure dans la dispersion des amphipodes d'eau douce reste encore à confirmer (Bilton, 2001; Figuerola et Green, 2004), bien que le fait que des amphipodes soient parfois retrouvés dans le plumage d'oiseaux comme les canards et la fourrure de mammifères comme les castors et les rats musqués suggèrent que ce mode de transport serait plausible (Peck, 1975; Daborn, 1976; Swanson, 1984). Plusieurs aspects restent encore à vérifier : par exemple, est-ce que les amphipodes, qui ne possèdent pas de stade résistant à la dessiccation, pourraient résister à un voyage en dehors de l'eau dans la fourrure ou le plumage d'un animal? Si oui, combien de temps peuvent-ils survivre et sur quelle distance pourraient-ils se disperser ainsi? Est-ce que les amphipodes ont des comportements qui favoriseraient leur transport par les animaux semi-aquatiques? Est-ce un mode de transport efficace, permettant à des amphipodes de fonder des populations viables? Voilà plusieurs questions qui représentent un défi logistique qui mériterait d'être affronté dans un avenir proche.

ANNEXES

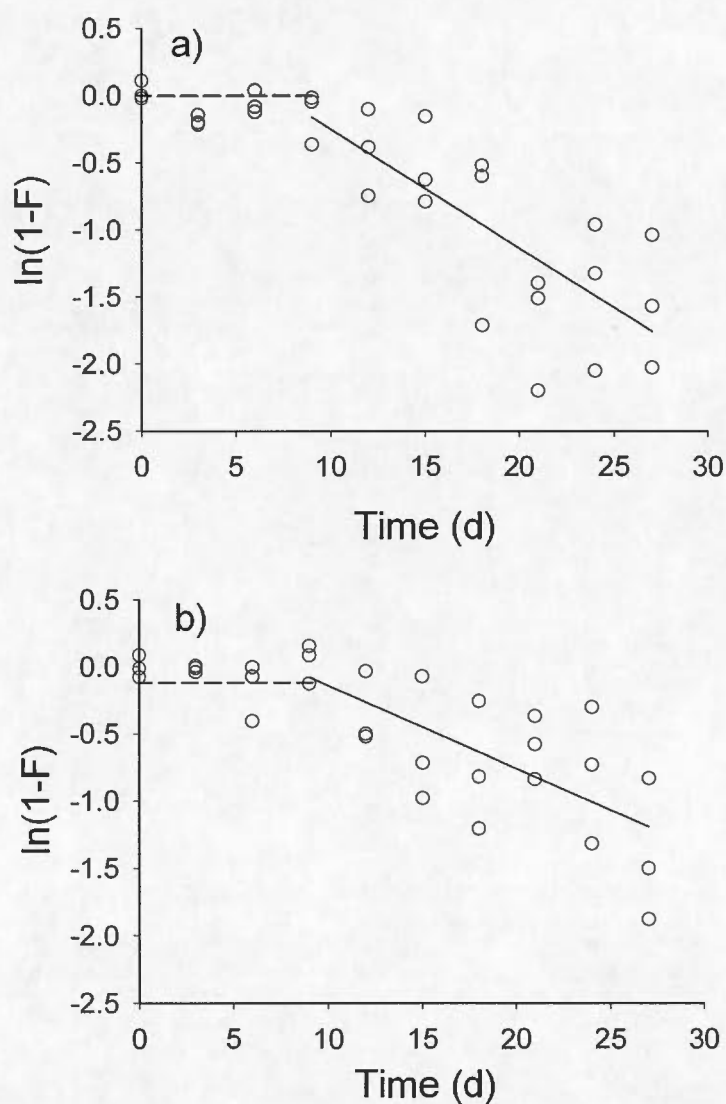
ANNEXE A

Physicochemical characteristics of each lake from chapter 2 (Cond = conductivity, DOC = dissolved organic carbon, Chl *a* = chlorophyll *a*).

Lake	Area (km ²)	pH	Cond (μS cm ⁻¹)	DOC (mg L ⁻¹)	Chl <i>a</i> (mg m ⁻³)	Sediment type
des Baies	6.09	7.74	112.5	3.72	0.93	Sand and gravel
Ferré	1.14	7.90	193.3	4.63	1.08	Sand
France	0.18	7.60	105.6	5.65	2.28	Sand and cobbles

ANNEXE B

Data from the turnover rate experiment expressed as the reaction progress variable ($\ln(1-F)$) from Cerling *et al.* (2007a, b), both for carbon (a) and nitrogen (b). The fact that the plots are linear after a delay of nine days indicates that we need only one compartment models of incorporation to model the isotopic change of the amphipods after the delay. The dashed line represents the delay during which the isotopic composition of amphipods was not yet changing. The solid line represents the linear progression of the reaction progress variable. d Days



ANNEXE C

One-way ANOVAs comparing for each lake the isotopic compositions of amphipods from the fractionation experiment among diet and with amphipods from the field.

Lake	Isotope	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
des Baies	Carbon	3	115.2	163.5	<0.0001
	Error	16	3.7		
	Nitrogen	3	128.6	103.6	<0.0001
	Error	16	6.6		
Ferré	Carbon	2	69.5	32.4	<0.0001
	Error	12	12.9		
	Nitrogen	2	23.5	12.4	0.001
	Error	12	11.4		
France	Carbon	3	32.5	18.7	<0.0001
	Error	12	7.0		
	Nitrogen	3	37.7	19.08	<0.0001
	Error	12	7.9		

ANNEXE D

Physicochemical parameters measured in 2010 at each site of each lake from chapter 3 (mean among depths \pm SD).

Lake	Month	Site	Temp (°C)	pH	Cond ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	DOC (mg L^{-1})	Chl <i>a</i> (mg m^{-3})	Secchi depth (m)
des Baies	June	1	NIL	NIL	NIL	3.8 ± 0.0	1.0 ± 0.3	NIL
		2	NIL	NIL	NIL	3.9 ± 0.1	0.7 ± 0.4	
		3	18.0 ± 0.1	7.5 ± 0.1	121.5 ± 2.2	4.0 ± 0.0	1.0 ± 0.3	
	Aug	1	21.8 ± 0.2	8.2 ± 0.0	119.6 ± 0.2	3.6 ± 0.2	1.3 ± 0.0	9.3
		2	21.6 ± 0.6	8.3 ± 0.2	118.9 ± 0.2	3.6 ± 0.1	0.9 ± 0.1	
		3	20.7 ± 0.1	7.7 ± 0.1	120.3 ± 0.4	3.8 ± 0.0	1.1 ± 0.2	
	Oct	1	11.7 ± 0.2	7.6 ± 0.0	126.8 ± 0.2	3.7 ± 0.1	1.3 ± 0.3	6.8
		2	11.5 ± 0.0	7.4 ± 0.0	125.9 ± 0.3	3.6 ± 0.0	1.3 ± 0.2	
		3	10.0 ± 0.2	6.9 ± 0.4	127.3 ± 0.4	4.0 ± 0.1	1.3 ± 0.6	
Ferré	June	1	21.6 ± 0.2	8.3 ± 0.0	214.4 ± 0.4	5.0 ± 0.0	3.2 ± 1.5	2.8
		2	22.6 ± 0.3	8.5 ± 0.1	217.8 ± 0.3	5.0 ± 0.2	3.2 ± 1.2	
		3	23.6 ± 1.4	8.4 ± 0.0	214.2 ± 3.5	4.8 ± 0.1	3.4 ± 0.6	
	Aug	1	22.1 ± 0.0	8.4 ± 0.1	228.6 ± 0.8	4.2 ± 0.1	2.6 ± 0.6	5.3
		2	21.6 ± 0.2	8.3 ± 0.0	229.5 ± 0.3	4.4 ± 0.0	3.3 ± 0.2	
		3	21.2 ± 0.2	8.2 ± 0.2	228.4 ± 0.8	4.3 ± 0.1	3.0 ± 0.9	
	Oct	1	10.7 ± 0.2	7.4 ± 0.0	230.7 ± 0.1	5.4 ± 0.2	4.9 ± 0.4	2.3
		2	9.7 ± 1.5	7.3 ± 0.1	233.0 ± 3.3	5.3 ± 0.3	4.7 ± 0.2	
		3	10.3 ± 0.5	7.1 ± 0.2	234.5 ± 5.7	6.4 ± 1.7	3.6 ± 2.8	
Neigette	June	1	21.1 ± 0.3	8.3 ± 0.1	250.1 ± 1.1	6.1 ± 0.1	1.5 ± 0.5	5.0
		2	20.1 ± 0.6	7.8 ± 0.2	247.0 ± 3.0	6.8 ± 0.0	0.7 ± 0.1	
		3	19.9 ± 0.1	7.6 ± 0.1	247.5 ± 2.7	6.9 ± 0.1	1.3 ± 1.0	
	Aug	1	21.4 ± 0.4	7.8 ± 0.3	219.7 ± 2.1	5.9 ± 0.2	3.5 ± 1.7	4.3
		2	21.6 ± 0.2	8.0 ± 0.2	212.2 ± 4.1	5.7 ± 0.0	1.7 ± 0.0	
		3	21.2 ± 0.4	7.5 ± 0.2	208.8 ± 2.5	5.8 ± 0.2	4.3 ± 2.4	
	Oct	1	9.8 ± 0.1	7.7 ± 0.1	264.9 ± 6.2	5.8 ± 0.2	2.8 ± 0.1	4.8
		2	8.9 ± 0.2	7.7 ± 0.1	259.3 ± 2.3	5.8 ± 0.1	1.2 ± 0.0	
		3	8.7 ± 0.2	7.4 ± 0.3	258.1 ± 8.1	5.8 ± 0.1	1.4 ± 0.1	

ANNEXE E

Band patterns obtained after an electrophoresis on a 3% agarose gel (2h, 90V) of *H. azteca* amphipods COI PCR products digested by a mix of restriction enzymes (BspHI, DraI and TaqαI). Letters A to D = band patterns for the corresponding provisional species; M = DNA ladder (step of 100 bp).



ANNEXE F

Mean C:N ratios of the different groups of invertebrates sampled in the lakes from chapter 3 for each month for each site (mean \pm SD, n=3). Groups: *G. lacustris* from the shallow zone (GLs), *H. azteca* species A from the shallow zone (HAs) or the deep zone (HAd), *H. azteca* species B from the shallow zone (HBs) or the deep zone (HBd), *H. azteca* species C from the shallow zone (HCs) or the deep zone (HCd), *H. azteca* species D from the shallow zone (HDs) or the deep zone (HDd)

Lake	Month	Site	Group	C:N
des Baies	June	1	HAs	4.8 \pm 0.6
			HBd	4.9 \pm 0.3
			HBs	5.1 \pm 0.3
		2	HBd	4.7 \pm 0.2
			HBs	4.7 \pm 0.1
		3	HAd	4.4 \pm 0.1
			HAs	4.7 \pm 0.2
			HBs	4.7 \pm 0.2
			HDd	4.5 \pm 0.2
	Aug	1	HBd	4.9 \pm 0.2
			HBs	4.9 \pm 0.1
		2	HBd	4.8 \pm 0.0
			HBs	4.9 \pm 0.2
		3	HDd	4.6 \pm 0.1
			HDs	4.4 \pm 0.1
	Oct	1	HAs	4.7 \pm 0.2
			HBd	5.8 \pm 0.4
			HBs	5.7 \pm 0.4
		2	HAs	5.4 \pm 0.4
			HBd	5.4 \pm 0.5
			HBs	5.7 \pm 0.2
	Oct	3	HCd	5.6 \pm 0.9
			HBd	5.3 \pm 0.2
			HBs	5.4 \pm 0.5
			HDd	5.1 \pm 0.4

Lake	Month	Site	Group	C:N
Ferré	June	1	HAs	4.6 ± 0.1
			HCd	4.6 ± 0.3
			HCs	4.7 ± 0.1
		2	HCd	4.4 ± 0.2
			HCs	4.6 ± 0.1
		3	HAs	4.4 ± 0.2
			HCd	4.5 ± 0.3
			HCs	4.4 ± 0.3
	Aug	1	HAs	4.8 ± 0.3
			HCd	4.8 ± 0.3
			HCs	4.8 ± 0.2
		2	HAs	4.9 ± 0.4
			HCd	4.8 ± 0.1
			HCs	4.9 ± 0.1
		3	HAs	4.8 ± 0.0
			HCd	4.9 ± 0.1
			HCs	4.9 ± 0.2
	Oct	1	HAd	4.6 ± 0.2
			HAs	5.0 ± 0.5
			HCd	4.8 ± 0.2
			HCs	4.9 ± 0.0
		2	HAs	5.2 ± 0.7
			HCd	5.1 ± 0.5
		3	HAd	5.9 ± 0.1
			HAs	5.5 ± 0.4
			HCd	5.0 ± 0.6
Neigette	June	1	HCs	4.7 ± 0.4
			HAd	4.3 ± 0.1
			HAs	4.6 ± 0.3
			HCd	4.8 ± 0.1
		2	HCs	4.4 ± 0.2
			GLs	4.3 ± 0.1
			HAd	4.6 ± 0.5
			HAs	4.7 ± 0.2
		3	HDd	4.7 ± 0.1
			HCd	5.0 ± 0.2

Lake	Month	Site	Group	C:N
Neigette	Aug	1	GLs	4.5 ± 0.4
			HAd	4.6 ± 0.2
			HAs	4.7 ± 0.2
			HBs	5.3 ± 0.3
		2	GLs	4.6 ± 0.0
			HAd	4.4 ± 0.3
			HAs	4.7 ± 0.2
		3	HAd	4.4 ± 0.5
			HAs	4.3 ± 0.2
			HCd	4.6 ± 0.2
	Oct	1	HAd	5.9 ± 0.1
			HBs	5.4 ± 0.2
			HCs	5.1 ± 0.3
		2	HAd	5.4 ± 0.4
			HAs	4.8 ± 0.2
			HCs	5.3 ± 0.2
		3	HAd	5.6 ± 0.5
			HAs	5.9 ± 0.5
			HBs	5.6 ± 0.3
			HCd	5.3 ± 0.4

ANNEXE G

One-way ANOVAs results comparing for each lake from chapter 3 the carbon: nitrogen ratios of *H. azteca* amphipods from different groups (different species and/or sampling depths) for each lake. Asterisks denote significant differences ($P < 0.05$).

Lake	Month	Site	Effect	df	SS	F	P
des Baies	June	1	Group	3	0.2	0.5	0.7
			Error	8	1.0		
		2	Group	1	0.001	0.08	0.8
			Error	4	0.07		
		3	Group	3	0.2	1.6	0.3
			Error	8	0.4		
	Aug	1	Group	2	0.8	17.0	0.003 *
			Error	6	0.1		
		2	Group	1	0.009	0.4	0.6
			Error	4	0.09		
		3	Group	1	0.09	7.6	0.06
			Error	4	0.05		
	Oct	1	Group	3	5.0	19.9	0.0005 *
			Error	8	0.7		
		2	Group	4	2.5	2.7	0.1
			Error	1	2.4		
		3	Group	2	0.1	0.5	0.6
			Error	6	0.7		
Ferré	June	1	Group	2	0.04	0.6	0.6
			Error	6	0.2		
		2	Group	1	0.03	1.1	0.4
			Error	4	0.1		
		3	Group	2	0.02	0.3	0.8
			Error	6	0.3		
	Aug	1	Group	2	0.009	0.06	0.9
			Error	6	0.4		
		2	Group	2	0.01	0.09	0.9
			Error	6	0.3		
		3	Group	2	0.01	0.6	0.6
			Error	6	0.07		

Lake	Month	Site	Effect	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Ferré	Oct	1	Group	3	0.3	1.2	0.4
			Error	8	0.6		
		2	Group	1	0.007	0.02	0.9
			Error	4	1.6		
		3	Group	3	2.6	5.4	0.02 *
			Error	8	1.3		
Neigette	June	1	Group	3	0.4	3.9	0.06
			Error	8	0.3		
		2	Group	3	0.3	2.1	0.2
			Error	8	0.4		
	Aug	1	Group	3	1.1	4.8	0.03 *
			Error	8	0.6		
		2	Group	2	0.08	1.1	0.4
			Error	6	0.2		
		3	Group	2	0.1	0.7	0.5
			Error	6	0.7		
	Oct	1	Group	2	1.1	12.2	0.008 *
			Error	6	0.3		
		2	Group	2	0.6	4.8	0.06
			Error	6	0.4		
		3	Group	3	0.6	1.2	0.4
			Error	8	1.4		

ANNEXE H

Two-way ANOVAs results comparing for each lake among the months the carbon:nitrogen ratios of *H. azteca* amphipods from different groups (different species and/or sampling depths). Groups: *G. lacustris* from the shallow zone (GLs), *H. azteca* species A from the shallow zone (HAs) or the deep zone (HAD), *H. azteca* species B from the shallow zone (HBs) or the deep zone (HBd), *H. azteca* species C from the shallow zone (HCs) or the deep zone (HCD), *H. azteca* species D from the shallow zone (HDs) or the deep zone (HDd). Asterisks denote significant differences ($P < 0.05$).

Lake	Site	Months	Groups	Effect	df	SS	F	P
des Baies	Site 1	June, Aug, Oct	HBd, HBs	Group	3	0.1	0.9	0.3
				Month	1	2.4	7.5	0.002
				Interaction	3	2.8	8.8	0.001 *
				Error	16	1.7		
		June, Oct	HAs, HBd, HBs	Group	2	2.5	20.6	<0.0001
				Month	2	1.5	11.9	0.0005
				Interaction	4	2.7	10.9	0.0002 *
				Error	18	1.1		
	Site 2	June, Aug, Oct	HBd, HBs	Group	1	0.06	1.1	0.3
				Month	2	2.5	22.6	<0.0001 *
				Interaction	2	0.04	0.4	0.7
				Error	12	0.7		
Site 3	June, Aug, Oct	HDd	Month	2	0.5	3.8	0.09	
			Error	6	0.4			
			Group	1	0.2	1.8	0.2	
			Month	1	1.0	11.6	0.009 *	
			Interaction	1	0.0002	0.003	0.9	
			Error	8				

Lake	Site	Months	Groups	Effect	df	SS	F	P
Ferré	Site 1	June, Aug, Oct	HAS, HCd, HCs	Group	2	0.04	0.3	0.8
				Month	2	0.3	2.6	0.1
				Interaction	4	0.06	0.2	0.9
				Error	18	1.2		
	Site 2	June, Aug, Oct	HCd	Month	2	0.7	3.4	0.1
				Error	6	0.6		
				Group	1	0.04	1.9	0.2
				Month	1	0.3	17.7	0.003 *
	Site 3	Aug, Oct	HAS, HCd	Interaction	1	0.004	0.2	0.7
				Error	8	0.1		
				Group	1	0.01	0.06	0.3
				Month	1	0.3	1.3	0.8
Neigette	Site 1	June, Aug, Oct	HAS, HCd, HCs	Interaction	1	<0.0001	<0.0001	0.9
				Error	8	2.0		
				Group	2	0.4	10.1	0.001 *
				Month	2	1.8	1.9	0.2
	Site 1	June, Aug, Oct	HAD	Interaction	4	0.7	1.8	0.2
				Error	18	1.6		
				Month	2	4.5	197.5	<0.0001 *
				Error	6			
	Site 1	June, Aug	HAD, HAS	Group	1	0.09	2.6	0.1
				Month	1	0.09	2.6	0.1
				Interaction	1	0.01	0.4	0.6
				Error	8	0.3		
	Site 1	June, Oct	HAD, HCs	Group	1	0.4	12.5	<0.0001
				Month	1	3.9	124.2	0.008
				Interaction	1	0.7	21.7	0.002 *
				Error	8	0.2		

Lake	Site	Months	Groups	Effect	df	SS	F	P
Neigette	Site 1	Aug, Oct	HAD, HBs	Group	1	0.03	0.6	0.4
				Month	1	1.8	37.9	0.0003
				Interaction	1	1.0	22.1	0.002 *
				Error	8	0.4		
	Site 2	June, Aug, Oct	HAD, HAs	Group	1	0.06	0.8	0.4
				Month	2	1.1	7.3	0.008 *
				Interaction	2	0.6	4.0	0.06
				Error	12	0.9		
		June, Aug	HAD, HAs, GLs	Group	2	0.1	1.3	0.3
				Month	1	0.002	0.03	0.9
				Interaction	2	0.2	1.8	0.2
				Error	12	0.6		
Site 3	June, Aug, Oct	Aug, Oct	HCd	Month	2	164.1	1150.0	<0.0001 *
				Error	6	0.4		
				Group	2	0.1	0.3	0.8
				Month	1	6.1	38.5	<0.0001 *
			HAD, HAs, HCD	Interaction	2	0.7	2.1	0.2
				Error	12	1.9		

ANNEXE I

One-way ANOVAs results comparing for each lake from chapter 3 the carbon or nitrogen stable isotope ratios of invertebrates from different groups (different species and/or sampling depths). Asterisks denote significant differences ($P < 0.05$).

Lake	Month	Site	Isotope ratio	Effect	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
des Baies	June	Site 1	$\delta^{13}\text{C}$	Group	3	24.8	9.6	0.005 *
				Error	8	6.9		
	Aug	Site 1	$\delta^{15}\text{N}$	Group	3	4.2	131.8	<0.0001 *
				Error	8	0.09		
		Site 1	$\delta^{13}\text{C}$	Group	2	9.9	17.7	0.003 *
				Error	6	1.7		
		Site 1	$\delta^{15}\text{N}$	Group	2	1.1	7.5	0.02 *
				Error	6	0.4		
		Site 2	$\delta^{13}\text{C}$	Group	1	13.8	20.7	0.01 *
				Error	4	2.7		
		Site 2	$\delta^{15}\text{N}$	Group	1	2.4	7.8	0.05
				Error	4	1.3		
		Site 3	$\delta^{13}\text{C}$	Group	1	4.3	33.7	0.004 *
				Error	4	0.5		
		Site 3	$\delta^{15}\text{N}$	Group	1	1.5	10.2	0.03 *
				Error	4	0.6		
	Oct	Site 1	$\delta^{13}\text{C}$	Group	3	14.4	7.1	0.01 *
				Error	8	5.4		
		Site 1	$\delta^{15}\text{N}$	Group	3	1.2	1.7	0.2
				Error	8	1.8		
		Site 2	$\delta^{13}\text{C}$	Group	4	26.8	33.0	<0.0001 *
				Error	10	2.0		
		Site 2	$\delta^{15}\text{N}$	Group	4	1.1	2.9	0.08
				Error	10	0.9		

Lake	Month	Site	Isotope ratio	Effect	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	
Ferré	June	Site 3	$\delta^{13}\text{C}$	Group	2	3.1	5.9	0.04 *	
				Error	6	1.6			
			$\delta^{15}\text{N}$	Group	2	0.2		0.172	
				Error	6	0.3			
		Site 1	$\delta^{13}\text{C}$	Error	6	0.07			
				Group	3	19.7	21.7	0.0003 *	
	$\delta^{15}\text{N}$		Group	3	0.5	1.7			0.2
			Error	8	0.8				
	Oct	Site 3	$\delta^{13}\text{C}$	Group	3	11.6		13.0	0.002 *
				Error	8	2.4			
			$\delta^{15}\text{N}$	Group	3	6.2	11.4		0.003 *
				Error	8	1.5			
Neigette		June	Site 1	$\delta^{13}\text{C}$	Group	3	31.5	7.7	0.01 *
					Error	8	10.9		
	$\delta^{15}\text{N}$			Group	3	1.3	2.6		0.1
				Error	8	1.4			
	Site 2		$\delta^{13}\text{C}$	Group	3	5.2	5.7	0.02 *	
				Error	8	2.5			
			$\delta^{15}\text{N}$	Group	3	7.9		34.3	<0.0001 *
				Error	8	0.6			
	Aug		Site 1	$\delta^{13}\text{C}$	Group	3	30.9	12.1	0.002 *
					Error	8	6.8		
		$\delta^{15}\text{N}$		Group	3	5.4	6.2		0.02 *
				Error	8	2.4			
Oct	Site 2	$\delta^{13}\text{C}$	Group	2	36.7	47.0	0.0002 *		
			Error	6	2.3				
		$\delta^{15}\text{N}$	Group	2	5.4		7.6	0.02 *	
			Error	6	2.1				
	Site 3	$\delta^{13}\text{C}$	Group	3	46.5	15.9	0.0001 *		
			Error	8	7.8				
		$\delta^{15}\text{N}$	Group	3	6.4		7.0	0.01 *	
			Error	8	2.4				

ANNEXE J

Two-way ANOVAs results comparing among months for each lake from chapter 3 the carbon or nitrogen stable isotope ratios of invertebrates from different groups (different species and/or sampling depths). Groups: *G. lacustris* from the shallow zone (GLs), *H. azteca* species A from the shallow zone (HAs) or the deep zone (HAD), *H. azteca* species B from the shallow zone (HBs) or the deep zone (HBd), *H. azteca* species C from the shallow zone (HCs) or the deep zone (HCd), *H. azteca* species D from the shallow zone (HDs) or the deep zone (HDD). Asterisks denote significant differences ($P < 0.05$).

Lake	Site	Months	Groups	Isotope ratio	Effect	df	SS	F	P
des Baies	Site 1	June, Aug, Oct	$\delta^{13}\text{C}$	HBd, HBs	Group	1	3.9	4.3	0.06
					Month	2	12.5	6.2	0.01 *
					Interaction	2	0.08	0.04	0.9
					Error	12	10.8		
			$\delta^{15}\text{N}$	Group	1	1.2	0.3	0.6	
				Month	2	1.2	0.8	0.5	
				Interaction	2	0.7	0.2	0.8	
				Error	12	2.1			

Lake	Site	Months	Groups	Isotope ratio	Effect	df	SS	F	P
des Baies	Site 1	June, Oct	HAs, HBd, HBs	$\delta^{13}\text{C}$	Group	2	3.5	1.7	0.2
					Month	1	4.9	4.8	0.04 *
					Interaction	2	0.9	0.4	0.7
					Error	12	12.4		
				$\delta^{15}\text{N}$	Group	2	3.2	12.9	0.001 *
					Month	1	0.002	0.01	0.9
					Interaction	2	0.1	0.5	0.6
					Error	12	1.9		
	Site 2	June, Aug, Oct	HBd, HBs	$\delta^{13}\text{C}$	Group	1	11.6	30.8	0.0001
					Month	2	44.5	59.0	<0.0001
					Interaction	2	27.8	36.9	<0.0001 *
					Error	12	4.5		
				$\delta^{15}\text{N}$	Group	1	1.5	7.7	0.02 *
					Month	2	0.6	1.6	0.2
					Interaction	2	1.2	3.1	0.08
					Error	12	2.4		
	Site 3	June, Oct	HBs, HDd	$\delta^{13}\text{C}$	Group	1	0.5	0.6	0.5
					Month	1	0.3	0.4	0.6
					Interaction	1	0.06	0.07	0.8
					Error	8	7.5		
				$\delta^{15}\text{N}$	Group	1	2.0	17.6	0.003 *
					Month	1	0.2	1.5	0.3
					Interaction	1	0.3	2.2	0.2
					Error	8	0.9		
Ferré	Site 1	June, Aug, Oct	HAs, HCd, HCs	$\delta^{13}\text{C}$	Group	2	10.2	5.1	0.0001
					Month	2	17.9	9.0	<0.0001
					Interaction	4	4.7	1.2	0.03 *
					Error	18	5.9	0.3	

Lake	Site	Months	Groups	Isotope ratio	Effect	df	SS	F	P
Ferré	Site 1	June, Aug, Oct	HAs, HCD, HCs	$\delta^{15}\text{N}$	Group	2	0.06	0.3	0.7
					Month	2	2.2	11.7	0.0006 *
					Interaction	4	0.4	1.0	0.4
					Error	18	1.7	0.09	
	Site 2	June, Aug, Oct	HCD	$\delta^{13}\text{C}$	Month	2	14.3	12.6	0.007 *
					Error	6	3.4		
					Month	2	0.7	3.8	0.09
					Error	6	0.5		
	June, Aug		HCD, HCs	$\delta^{13}\text{C}$	Group	1	0.7	1.2	0.3
					Month	1	1.1	1.8	0.2
					Interaction	1	0.03	0.05	0.8
					Error	8	4.6		
				$\delta^{15}\text{N}$	Group	1	0.4	10.5	0.01 *
					Month	1	1.3	30.3	0.0006 *
					Interaction	1	0.2	3.9	0.08
					Error	8	0.3		
	Site 3	June, Aug, Oct	HAs, HCD, HCs	$\delta^{13}\text{C}$	Group	2	8.6	15.9	0.0001
					Month	2	5.5	10.2	0.001
					Interaction	4	6.5	6.0	0.003 *
					Error	18			
				$\delta^{15}\text{N}$	Group	2	3.7	1.8	0.0003
					Month	2	2.3	9.8	0.001
					Interaction	4	2.7	4.8	0.008 *
					Error	18			

Lake	Site	Months	Groups	Isotope ratio	Effect	df	SS	F	P
Neigette	Site 1	June, Aug, Oct	HAd	$\delta^{13}\text{C}$	Month	2	1.8	3.5	0.1
					Error	6	1.5		
				$\delta^{15}\text{N}$	Month	2	16.5	8.3	0.006 *
					Error	6	3.6	0.6	
		June, Aug	HAd, HAs	$\delta^{13}\text{C}$	Group	1	5.6	5.0	0.06
					Month	1	3.1	2.8	0.1
				$\delta^{15}\text{N}$	Interaction	1	1.0	0.9	0.4
					Error	8	9.0		
		Aug, Oct	HAd, HBs	$\delta^{13}\text{C}$	Group	1	0.2	1.0	0.4
					Month	1	2.4	13.6	0.006 *
				$\delta^{15}\text{N}$	Interaction	1	0.01	0.04	0.9
					Error	8			
		June, Aug, Oct	HAd, HAs	$\delta^{13}\text{C}$	Group	1	51.3	64.2	<0.0001 *
					Month	1	39.6	49.6	0.0001 *
				$\delta^{15}\text{N}$	Interaction	1	0.9	1.2	0.3
					Error	8	6.4		
	Site 2	June, Aug, Oct	HAd, HAs	$\delta^{13}\text{C}$	Group	1	4.2	25.5	0.001 *
					Month	1	2.7	16.7	0.004 *
				$\delta^{15}\text{N}$	Interaction	1	0.001	0.003	0.9
					Error	8	1.3		
				$\delta^{13}\text{C}$	Group	2	16.9	34.1	<0.0001 *
					Month	1	6.6	6.6	0.01 *
				$\delta^{15}\text{N}$	Interaction	2	1.9	1.9	0.1
					Error	12	5.9		
		June, Aug, Oct	HAd, HAs	$\delta^{13}\text{C}$	Group	2	13.8	36.9	<0.0001 *
					Month	1	2.5	3.3	0.07
				$\delta^{15}\text{N}$	Interaction	2	0.1	0.2	0.8
					Error	12	4.5		

Lake	Site	Months	Groups	Isotope ratio	Effect	df	SS	F	P
Neigette	Site 2	June, Aug	HAd, HAs, GLs	$\delta^{13}\text{C}$	Group	2	12.5	10.1	0.002 *
					Month	1	10.1	17.1	0.001 *
					Interaction	2	0.9	0.8	0.5
					Error	12	7.1		
				$\delta^{15}\text{N}$	Group	2	17.2	27.5	0.005 *
					Month	1	3.7	11.8	<0.0001 *
					Interaction	2	0.1	0.2	0.8
					Error	12	3.8		
	Site 3	June, Aug, Oct	HCd	$\delta^{13}\text{C}$	Month	2	23.2	66.8	<0.0001 *
					Error	6	1.0		
					Month	2	0.8	1.3	0.3
					Error	6	1.8		
		Aug, Oct	HAd, HAs, HCd	$\delta^{13}\text{C}$	Group	2	14.4	9.9	0.002 *
					Month	1	21.3	29.3	0.0002 *
					Interaction	2	1.9	1.3	0.3
					Error	12	8.7		
				$\delta^{15}\text{N}$	Group	2	3.2	6.9	0.01 *
					Month	1	0.4	1.8	0.2
					Interaction	2	0.4	0.8	0.5
					Error	12	2.8		

ANNEXE K

Isotopic compositions (in ‰) of the different potential food sources of amphipods used in the SIAR mixing models for each site and each month for each lake from chapter 3 (mean \pm SD, n = 3 pseudoreplicates per depth sampled for each food at each site) (PZ = Pelagic zone).

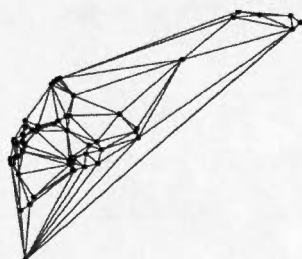
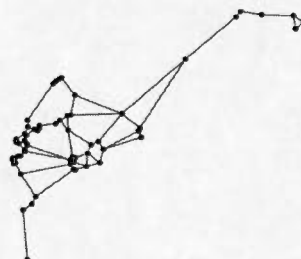
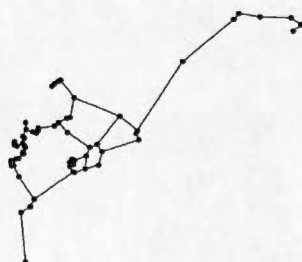
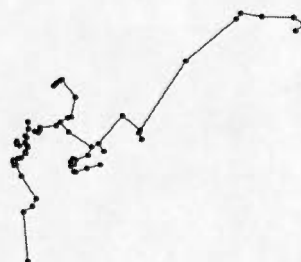
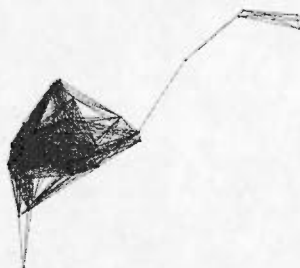
Lake	Site	Month	Food	Depth	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
des Baies	1	June	Leaves	sd	-30.5 ± 0.4	-1.8 ± 0.1
			Epilithon	s	-26.2 ± 0.1	0.9 ± 0.2
		Aug	SOM	sd	-26.7 ± 0.5	1.3 ± 0.5
			Leaves	s	-30.5 ± 0.2	-1.5 ± 0.3
			Epilithon	s	-20.4 ± 0.1	-1.3 ± 0.1
			Leaves	sd	-30.6 ± 0.0	-2.6 ± 0.3
		Oct	Epilithon	s	-23.8 ± 0.3	-0.5 ± 0.2
			SOM	sd	-26.6 ± 0.3	1.4 ± 0.9
			Leaves	s	-27.9 ± 0.0	-4.5 ± 0.1
		2	SOM - Epilithon	s	-27.6 ± 0.1	-0.6 ± 0.7
			Leaves	s	-30.5 ± 0.2	-1.5 ± 0.3
		Aug	Epilithon	s	-24.1 ± 0.2	0.3 ± 0.2
			SOM	sd	-26.9 ± 0.5	0.0 ± 0.7
			Leaves	s	-28.7 ± 0.1	-1.3 ± 0.1
		Oct	Epilithon	s	-26.5 ± 0.3	3.2 ± 0.8
			SOM	sd	-27.2 ± 0.4	-0.3 ± 1.8
			Leaves	s	-27.4 ± 0.2	-1.6 ± 0.2
	3	June	SOM	s	-27.9 ± 0.0	0.7 ± 0.1
			Leaves	s	-29.4 ± 0.0	-1.8 ± 0.2
		Aug	SOM - epilithon	sd	-27.7 ± 0.3	0.0 ± 0.2
			Leaves	s	-29.7 ± 0.0	-1.6 ± 0.2
		Oct	Epilithon	s	-23.8 ± 0.3	-0.5 ± 0.2
			SOM	sd	-28.3 ± 0.7	0.4 ± 0.4
			<i>Daphnia sp</i>		-31.2 ± 0.2	2.0 ± 0.1
		Oct	<i>Daphnia sp</i>		-32.5 ± 0.6	2.1 ± 0.0
		PZ				

Lake	Site	Month	Food	Depth	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Ferré	1	June	Epilithon	s	-21.5 ± 0.3	0.6 ± 0.2
			SOM	sd	-28.9 ± 0.6	0.5 ± 0.6
		Aug	Leaves	s	-30.9 ± 0.1	-0.6 ± 0.1
			Epilithon	sd	-20.2 ± 0.5	2.1 ± 0.6
			Epiphyton	sd	-23.3 ± 0.2	2.7 ± 0.1
			SOM	sd	-28.2 ± 0.5	1.9 ± 0.3
			Characeae	sd	-18.0 ± 1.3	4.7 ± 0.3
		Oct	Leaves	s	-30.7 ± 0.0	-1.1 ± 0.1
			SOM	d	-29.4 ± 0.2	1.5 ± 0.4
			Characeae	d	-18.2 ± 0.2	1.4 ± 0.4
	2	June	Epilithon	sd	-24.8 ± 0.3	2.8 ± 0.1
			SOM	s	-27.2 ± 0.0	1.6 ± 0.2
		Aug	SOM	sd	-27.6 ± 0.2	2.8 ± 0.7
			Characeae	d	-20.0 ± 1.0	3.7 ± 0.2
		Oct	Leaves	s	-30.7 ± 0.0	-0.2 ± 0.3
			SOM	sd	-28.4 ± 0.5	0.1 ± 1.2
	3	June	Epilithon	d	-24.8 ± 0.3	2.8 ± 0.1
			SOM	s	-29.3 ± 0.4	1.6 ± 0.6
		Aug	Leaves	s	-30.4 ± 0.0	-2.6 ± 0.1
			Epilithon	s	-20.4 ± 0.7	1.6 ± 0.3
			SOM	sd	-29.0 ± 0.6	2.9 ± 0.8
			Characeae	d	-19.3 ± 0.9	4.5 ± 0.8
		Oct	Leaves	s	-30.6 ± 0.3	-1.0 ± 0.2
			Epilithon	sd	-20.2 ± 0.5	2.1 ± 0.6
			SOM	sd	-28.3 ± 0.4	2.4 ± 0.6
			Characeae	d	-17.2 ± 0.6	1.4 ± 0.2
Neigette	1	PZ				
		Aug	<i>Daphnia sp</i>		-33.5 ± 0.5	8.9 ± 0.4
		Oct	<i>Daphnia sp</i>		-35.6 ± 0.2	7.3 ± 0.1
		June	Leaves	s	-29.9 ± 0.0	0.8 ± 0.1
			Epilithon	s	-23.1 ± 0.4	4.1 ± 0.3
			SOM	s	-26.2 ± 1.1	1.2 ± 0.8
			Green algae	d	-14.4 ± 0.2	4.4 ± 0.1
		Aug	Leaves	s	-29.7 ± 0.7	2.0 ± 1.7
			Epilithon	s	-19.5 ± 0.3	4.9 ± 0.8
			SOM	sd	-27.4 ± 0.9	2.9 ± 0.3
			Characeae	sd	-14.8 ± 0.7	2.4 ± 2.6
		Oct	Leaves	s	-30.4 ± 0.0	0.6 ± 0.3
			Epilithon	s	-23.9 ± 0.4	3.1 ± 0.4
			SOM	s	-27.2 ± 1.0	3.0 ± 0.4
			Characeae	s	-17.6 ± 0.7	-0.2 ± 0.1

Lake	Site	Month	Food	Depth	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Neigette	2	June	Leaves	s	-29.6 ± 0.1	1.0 ± 0.1
			Epilithon	d	-18.0 ± 0.0	3.4 ± 0.0
			SOM	s	-28.5 ± 0.6	1.6 ± 0.5
		Aug	Leaves	s	-29.6 ± 0.6	-2.3 ± 0.1
			Epixylon	d	-25.7 ± 0.6	3.4 ± 0.2
			SOM	sd	-29.5 ± 0.1	1.6 ± 0.5
			Characeae	sd	-15.6 ± 2.8	1.3 ± 3.2
		Oct	Leaves	d	-29.8 ± 0.2	-1.6 ± 0.3
			SOM	s	-28.5 ± 0.2	1.1 ± 0.5
	3	June	Leaves	s	-29.4 ± 0.0	1.1 ± 0.0
			SOM	s	-28.4 ± 0.5	1.7 ± 0.5
		Aug	Epixylon	s	-25.1 ± 0.0	1.6 ± 0.1
			SOM	s	-28.0 ± 0.2	2.3 ± 0.2
			Characeae	sd	-14.8 ± 3.0	-0.9 ± 0.9
		Oct	Leaves	s	-29.7 ± 0.0	-1.6 ± 0.2
			Epilithon	s	-26.5 ± 0.3	3.2 ± 0.8
			SOM	sd	-28.3 ± 0.7	0.4 ± 0.4

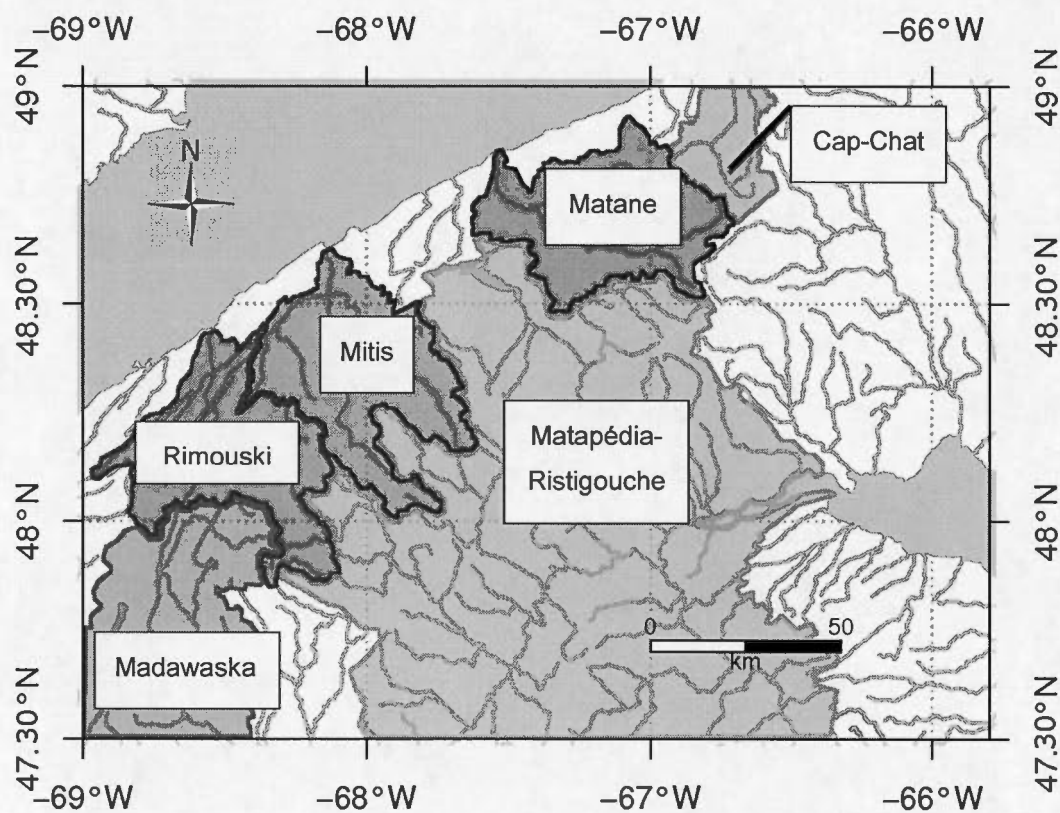
ANNEXE L

The five types of connection networks that were used to construct the connectivity matrices (matrix B) that were tested to create the spatial variables of the variation partitioning analysis of chapter 4. Each dot represent a lake of the study region, lines represent the connections between the lakes under each network.

Delauney triangulation**Gabriel graph****Relative neighbourhood****Minimum spanning tree****Maximum distance graph**

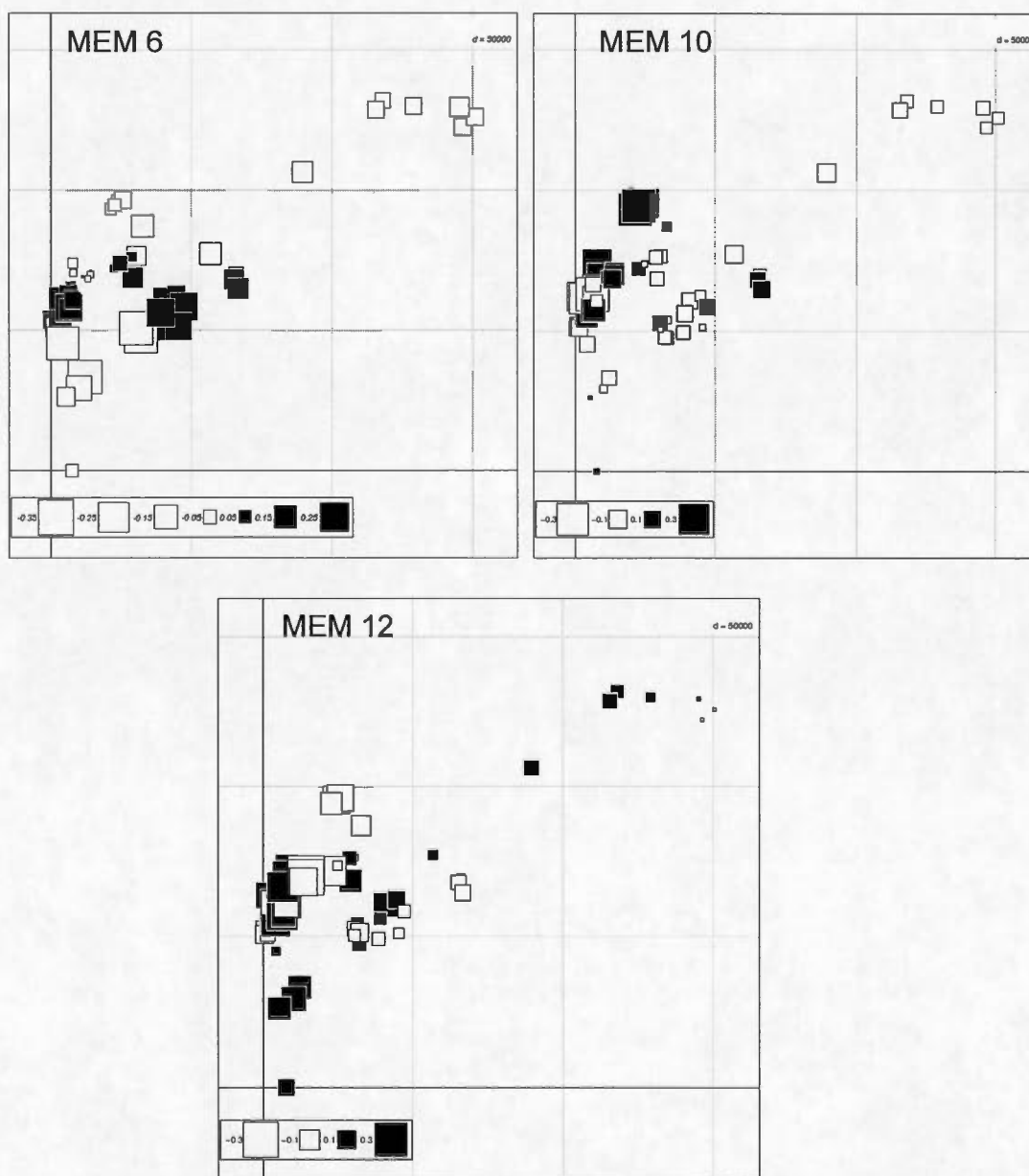
ANNEXE M

Map of the drainage basins in which lakes of the study region of chapter 4 were located.



ANNEXE N

Representation of the three MEM variables used in the variation partitioning analysis. Each square represents a community as spatially located in the study region. The size of a square represents the score of the community on the MEM and the color of the square represents if the score is negative (white) or positive (black).



RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adler, P. B., J. HilleRisLambers et J. M. Levine. 2007. « A niche for neutrality ». *Ecology Letters*, vol. 10, no 2, p. 95–104.
- Alonso, D., R. S. Etienne et A. J. McKane. 2006. « The merits of neutral theory ». *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 21, no 8, p. 451–457.
- Alvarez, N., L. Mercier, M. Hossaert-Mckey, J. Contreras-Garduño, G. Kunstler, A. Aebi et B. Benrey. 2006. « Ecological distribution and niche segregation of sibling species: the case of bean beetles, *Acanthoscelides obtectus* Say and *A. obvelatus* Bridwell ». *Ecological Entomology*, vol. 31, no 6, p. 582–590.
- Anderson, N. H. et Kenneth W. Cummins. 1979. « Influences of Diet on the Life Histories of Aquatic Insects ». *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, vol. 36, no 3, p. 335–342.
- Astorga, A., J. Oksanen, M. Luoto, J. Soininen, R. Virtanen et T. Muotka. 2012. « Distance decay of similarity in freshwater communities: do macro-and microorganisms follow the same rules? » *Global Ecology and Biogeography*, vol. 21, no 3, p. 365–375.
- Babin-Fenske, J. J., T. J. S. Merritt, J. M. Gunn, T. Walsh et D. Lesbarrères. 2012. « Phylogenetic analysis of *Hyaella* colonization in lakes recovering from acidification and metal contamination ». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 90, no 5, p. 624–629.
- Bärlocher, F. et B. Kendrick. 1973. « Fungi in the diet of *Gammarus pseudolimnaeus* (Amphipoda) ». *Oikos*, p. 295–300.
- . 1975. « Assimilation efficiency of *Gammarus pseudolimnaeus* (Amphipoda) feeding on fungal mycelium or autumn-shed leaves ». *Oikos*, p. 55–59.
- Bärlocher, F. 1985. « The role of fungi in the nutrition of stream invertebrates ». *Botanical journal of the Linnean Society*, vol. 91, no 1-2, p. 83–94.
- . 1992. « Effects of drying and freezing autumn leaves on leaching and colonization by aquatic hyphomycetes ». *Freshwater Biology*, vol. 28, p. 1–7.

- Beheregaray, L. B. et A. Caccone. 2007. « Cryptic biodiversity in a changing world ». *Journal of Biology*, vol. 6, no 9, p. 5.
- Bell, G.. 2001. « Neutral macroecology ». *Science*, vol. 293, no 5539, p. 2413–2418.
- Bickford, D., D. J. Lohman, N. S. Sodhi, P. K.L. Ng, R. Meier, K. Winker, K. K. Ingram et I. Das. 2007. « Cryptic species as a window on diversity and conservation ». *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 22, no 3, p. 148–155.
- Bilton, D. T., J. R. Freeland et B. Okamura. 2001. « Dispersal in Freshwater Invertebrates ». *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 32, p. 159–181.
- Bjelke, U., I. M. Bohman et J. Herrmann. 2005. « Temporal niches of shredders in lake littorals with possible implications on ecosystem functioning ». *Aquatic Ecology*, vol. 39, no 1, p. 41–53.
- Blanchet, F. G., P. Legendre et D. Borcard. 2008. « Forward selection of explanatory variables ». *Ecology*, vol. 89, no 9, p. 2623–2632.
- Bohman, I. 2005. « Coarse detritus in oligotrophic lake littoral zones – utilization by invertebrates and contribution to carbon flow ». Kalmar, Suède: University of Kalmar.
- Bond, A. L. et A. W. Diamond. 2011. « Recent Bayesian stable-isotope mixing models are highly sensitive to variation in discrimination factors ». *Ecological Applications*, vol. 21, no 4, p. 1017–1023.
- Borcard, D., F. Gillet et P. Legendre. 2011. *Numerical ecology with R*. New York, États-Unis : Springer, 306p.
- Borcard, D., P. Legendre et P. Drapeau. 1992. « Partialling out the spatial component of ecological variation ». *Ecology*, vol. 73, no 3, p. 1045–1055.
- Bosley, K. L., D. A. Witting, R. C. Chambers et S. C. Wainright. 2002. « Estimating turnover rates of carbon and nitrogen in recently metamorphosed winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* with stable isotopes ». *Marine Ecology Progress Series*, vol. 236, p. 233–240.
- Bousfield, E. L. 1958. « Fresh-water amphipod crustaceans of glaciated North America ». *Journal of the Fisheries Board of Canada*.

- Bousfield, E. L. 1973. *Shallow-water gammaridean amphipoda of New England*. Ithaca, New York, États-Unis : Cornell University Press, 324p.
- . 1996. « A contribution to the reclassification of Neotropical freshwater hyalellid amphipods (Crustacea: Gammaridea, Talitroidea) ». *Bolletino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, vol. 20, p. 175–224.
- Boutton, T. W. 1991. « Stable carbon isotope ratios of natural materials:I. Sample preparation and mass spectrometric analysis ». Dans *Carbon isotope techniques*, sous la dir. de D. C. Coleman et B. Fry, p. 155–171. Californie : Academic Press Limited.
- Bowen, S. H. 1987. « Composition and nutritional value of detritus ». Dans *ICLARM Conference proceedings*, sous la dir. de D. J. W. Moriarty et R. S. V. Pullin, vol. 14, p. 192–216. Manille, Philippines : International center for living aquatic resources management.
- Braun, A., K. Auerswald, A. Vikari et H. Schnyder. 2013. « Dietary protein content affects isotopic carbon and nitrogen turnover ». *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, vol. 27, p. 2676–2684.
- Broquet, T. et J. Petit. 2009. « Molecular estimation of dispersal for ecology and population genetics ». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 40, p. 193–216.
- Camacho, F. A. et R. W. Thacker. 2006. « Amphipod herbivory on the freshwater cyanobacterium *Lyngbya wollei*: Chemical stimulants and morphological defenses ». *Limnology and Oceanography*, vol. 51, no 4, p. 1870–1875.
- Carpenter, S. R et D. M Lodge. 1986. « Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes ». *Aquatic botany*, vol. 26, p. 341–370.
- Caut, S., E. Angulo et F. Courchamp. 2008a. « Discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$) in an omnivorous consumer: Effect of diet isotopic ratio ». *Functional Ecology*, vol. 22, no 2, p. 255–263.
- . 2008b. « Caution on isotopic model use for analyses of consumer diet ». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 86, no 5, p. 438–445.
- . 2009. « Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction ». *Journal of Applied Ecology*, vol. 46, no 2, p. 443–453.

- Cerling, T. E., L. K. Ayliffe, M. D. Dearing, J. R. Ehleringer, B. H. Passey, D. W. Podlesak, A.-M. Torregrossa et A. G. West. 2007a. « Determining biological tissue turnover using stable isotopes: the reaction progress variable ». *Oecologia*, vol. 151, p. 175–189.
- Cerling, T. E., G. J. Bowen, J. R. Ehleringer et M. Sponheimer. 2007b. « The reaction progress variable and isotope turnover in biological systems ». Dans *Stable isotopes as indicators of ecological change*, sous la dir. de Dawson, T. E. et R. T. W. Siegwolf, p. 163–171. New York, New York, États-Unis : Academic Press.
- Chambers, J. M. 2013. SoDA: Functions and examples for "Software for Data Analysis". R package version 1.0-6. <http://CRAN.R-project.org/package=SoDA>
- Chase, J.M. et M. Leibold. 2003. *Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches*. Chicago, Illinois, États-Unis : University of Chicago Press, 221p.
- Chase, J. M. 2003. « Community assembly: when should history matter? » *Oecologia*, vol. 136, no 4, p. 489–498.
- Chesson, P. 1991. « A need for niches? » *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 6, no 1, p. 26–28.
- . 2000. « Mechanisms of maintenance of species diversity ». *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 31, p. 343–366.
- Ciros-Pérez, J., M. J. Carmona et M. Serra. 2001. « Resource competition between sympatric sibling rotifer species ». *Limnology and Oceanography*, vol. 46, no 6, p. 1511–1523.
- Clark, J. S., D. Bell, C. Chu, B. Courbaud, M. Dietze, M. Hersh, J. HilleRisLambers, I. Ibáñez, S. LaDeau, S. McMahon, J. Metcalf, J. Mohan, E. Moran, L. Pangle, S. Pearson, C. Salk, Z. Shen, D. Valle et P. Wyckoff. 2010. « High-dimensional coexistence based on individual variation: a synthesis of evidence ». *Ecological Monographs*, vol. 80, no 4, p. 569–608.
- Connell, J. H. 1961. « The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus* ». *Ecology*, vol. 42, no 4, p. 710–723.

- Cooper, W. E. 1965. « Dynamics and production of a natural population of a fresh-water amphipod, *Hyaella azteca* ». *Ecological Monographs*, vol. 35, no 4, p. 377–394.
- Cothran, R. D., K. A. Henderson, D. Schmidenberg et R. A. Relyea. 2013. « Phenotypically similar but ecologically distinct: differences in competitive ability and predation risk among amphipods ». *Oikos*, vol. 122, no 10, p. 1429–1440.
- Cothran, R. D., P. Noyes et R. A. Relyea. 2015. « An empirical test of stable species coexistence in an amphipod species complex ». *Oecologia*, vol. 178, p. 819–831.
- Cottenie, K. 2005. « Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics ». *Ecology letters*, vol. 8, no 11, p. 1175–1182.
- Cottenie, K., E. Michels, N. Nuytten et L. De Meester. 2003. « Zooplankton metacommunity structure: Regional vs. local processes in highly interconnected pond ». *Ecology*, vol. 84, no 4, p. 991–1000.
- Coyne, J. A. 1992. « Genetics and speciation ». *Nature*, vol. 355, no 6360, p. 511–515.
- Crawley, K. R., G. A. Hyndes et M. A. Vanderklift. 2007. « Variation among diets in discrimination of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in the amphipod *Allorchestes compressa* ». *Journal of experimental marine biology and ecology*, vol. 349, no 2, p. 370–377.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. Londres, Royaume-Unis : Murray, 502p.
- Da Silva Castiglioni, D. et G. Bond Buckup. 2008. « Ecological traits of two sympatric species of *Hyaella* Smith, 1874 (Crustacea, Amphipoda, Dogielinotidae) from southern Brazil ». *Acta Oecologica*, vol. 33, no 1, p. 36–48.
- De Bie, T., L. De Meester, L. Brendonck, K. Martens, B. Goddeeris, D. Ercken, H. Hampel, L. Denys, L. Vanhecke, K. Van der Gucht, J. Van Wichelen, W. Vyverman et S. A. J. Declerck. 2012. « Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms ». *Ecology Letters*, vol. 15, no 7, p. 740–747.

- De March, B. G. E. 1977. « The effects of photoperiod and temperature on the induction and termination of the reproductive stage in the freshwater amphipod *Hyaella azteca* (Saussure) ». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 55, p. 1595–1600.
- . 1978. « The effects of constant and variable temperatures on the size, growth, and reproduction of the freshwater amphipod *Hyaella azteca* (Saussure) ». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 56, p. 1801–1806.
- De Meutter, F.V., L. De Meester et R. Stoks. 2007. « Metacommunity structure of pond macroinvertebrates: effects of dispersal mode and generation time ». *Ecology*, vol. 88, no 7, p. 1687–1695.
- De Niro, M. J. et S. Epstein. 1978. « Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals ». *Geochimica et Cosmochimica Acta*, vol. 42, no 5, p. 495–506.
- . 1981. « Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals ». *Geochimica et Cosmochimica Acta*, vol. 45, no 3, p. 341–351.
- Del Rio, C., N. Wolf, S. A. Carleton et L. Z. Gannes. 2009. « Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments ». *Biological Reviews*, vol. 84, no 1, p. 91–111.
- DeSalle, R., M. G Egan et M. Siddall. 2005. « The unholy trinity: taxonomy, species delimitation and DNA barcoding ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 360, no 1462, p. 1905–1916.
- Dionne, K. 2009. « Structure d'une communauté d'amphipodes *Hyaella azteca* et sa consommation des détritiques organiques selon la saison dans la zone littorale d'un lac boréal ». Mémoire de maîtrise, Rimouski, Canada : Université du Québec à Rimouski.
- Dionne, K., R. Vergilino, F. Dufresne, F. Charles et C. Nozais. 2011. « No evidence for temporal variation in a cryptic species community of freshwater amphipods of the *Hyaella azteca* species complex ». *Diversity*, vol. 3, no 3, p. 390–404.
- Dionne, K., F. Charles et C. Nozais. 2014. « Feeding rates of amphipods in boreal lakes: is there a seasonal shift independent of temperature and photoperiod? » *Hydrobiologia*, vol. 730, no 1, p. 167–177.

- Dolson, R., K. McCann, N. Rooney et M. Ridgway. 2009. « Lake morphometry predicts the degree of habitat coupling by a mobile predator ». *Oikos*, vol. 118, no 8, p. 1230–1238.
- Dray, S., P. Legendre et P. R. Peres-Neto. 2006. « Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM) ». *Ecological Modelling*, vol. 196, no 3, p. 483–493.
- Duffy, J. E. et M. E. Hay. 1991. « Food and shelter as determinants of food choice by an herbivorous marine amphipod ». *Ecology*, vol. 72, no 4, p. 1286–1298.
- Edwards, A. W. F. 1971. « Distances between populations on the basis of gene frequencies ». *Biometrics*, vol. 27, no 4, p. 873–881.
- Edwards, K. F., C. A. Klausmeier et E. Litchman, 2011. « Evidence for a three-way trade-off between nitrogen and phosphorus competitive abilities and cell size in phytoplankton ». *Ecology*, vol. 92, no 11, p. 2085–2095.
- Eggers, T. et T. Hefin Jones. 2000. « You are what you eat...or are you? » *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 15, no 7, p. 265–266.
- Elton, C. 1927. *Animal ecology*. Londres, Royaume-Uni : Sedgwick and Jackson, 209p.
- Embody, G. C. 1911. « A preliminary study of the distribution, food, and reproductive capacity of some freshwater amphipods ». *International Revue der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie Biological Supplement*, vol. 3, p. 1–33.
- Fahrig, L. et G. Merriam. 1994. « Conservation of fragmented populations ». *Conservation biology*, vol. 8, no 1, p. 50–59.
- Fellerhoff, C., M. Voss et K. M. Wantzen. 2003. « Stable carbon and nitrogen isotope signatures of decomposing tropical macrophytes ». *Aquatic Ecology*, vol. 37, no 4, p. 361–375.
- Figuerola, J. et A. J. Green. 2002. « Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies ». *Freshwater Biology*, vol. 47, no 3, p. 483–494.

- Folmer, O., M. Black, W. Hoeh, R. Lutz et R. Vrijenhoek. 1994. « DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates ». *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, vol. 3, no 5, p. 294–299.
- France, R. L. 2011. « Leaves as “crackers”, biofilm as “peanut butter”: Exploratory use of stable isotopes as evidence for microbial pathways in detrital food webs ». *Oceanological and Hydrobiological Studies*, vol. 40, no 4, p. 110–115.
- Fry, B. 2006. *Stable Isotope Ecology*. New York, États-Unis : Springer, 308p.
- Fry, B. et C. Arnold. 1982. « Rapid $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ turnover during growth of brown shrimp (*Penaeus aztecus*) ». *Oecologia*, vol. 54, no 2, p. 200–204.
- Gannes, L. Z, D. M O'Brien et C. M del Rio. 1997. « Stable isotopes in animal ecology: assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments ». *Ecology*, vol. 78, no 4, p. 1271–1276.
- Gause, G. F. 1934. *The struggle for existence*. Baltimore, Maryland, États-Unis : Williams and Wilkins, 176p.
- Gendron, M. 2009. « Portrait de la diversité ichthyenne lacustre à l'échelle d'un bassin versant, la rivière Rimouski, Bas-Saint-Laurent, Québec, Canada ». Rimouski, Canada : Université du Québec à Rimouski.
- Goedkoop, W., N. ÅKerblom et M. H. Demandt. 2006. « Trophic fractionation of carbon and nitrogen stable isotopes in *Chironomus riparius* reared on food of aquatic and terrestrial origin ». *Freshwater Biology*, vol. 51, no 5, p. 878–886.
- Gonzalez, E. R. et L. Watling. 2002. « Redescription of *Hyaella azteca* from its type locality, Vera Cruz, Mexico (Amphipoda: Hyaellidae) ». *Journal of Crustacean Biology*, vol. 22, no 1, p. 173–183.
- Graça, M. A. S. 2001. « The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams—a review ». *International Review of Hydrobiology*, vol. 86, no 4–5, p. 383–393.
- Grant, P. R. et B. R. Grant. 2006. « Evolution of Character Displacement in Darwin's Finches ». *Science*, vol. 313, no 5784, p. 224–226.

- Grassle, J.F. et J.P. Grassle. 1977. « Temporal adaptations in sibling species of *Capitella* ». Dans *Ecology of marine benthos*, sous la dir. de B. C. Coull, p. 177–189. Columbia, Caroline du Sud, États-Unis : University of South Carolina Press.
- Gravel, D., Charles D. C., M. Beaudet et C. Messier. 2006. « Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis ». *Ecology Letters*, vol. 9, no 4, p. 399–409.
- Gravel, D., F. Guichard, M. Loreau et N. Mouquet. 2010. « Source and sink dynamics in meta-ecosystems ». *Ecology*, vol. 91, no 7, p. 2172–2184.
- Gray, D. K. et S. E. Arnott. 2011. « Does dispersal limitation impact the recovery of zooplankton communities damaged by a regional stressor? » *Ecological Applications*, vol. 21, no 4, p. 1241–1256.
- Gregory-Eaves, I. et B. E. Beisner. 2011. « Palaeolimnological insights for biodiversity science: an emerging field ». *Freshwater Biology*, vol. 56, no 12, p. 2653–2661.
- Griffith, D. M., J. Veech et C. Marsh. 2014. cooccur: Probabilistic species co-occurrence analysis in R.
- Grinnell, J. 1917. « The niche-relationships of the California Thrasher ». *The Auk*, p. 427–433.
- Hardin, G. 1960. « The competitive exclusion principle ». *Science*, vol. 131, no 3409, p. 1292–1297.
- Hargrave, B. T. 1970a. « The utilization of benthic microflora by *Hyalella azteca* (Amphipoda) ». *Journal of Animal Ecology*, vol. 39, no 2, p. 427–437.
- . 1970b. « Distribution, growth, and seasonal abundance of *Hyalella azteca* (Amphipoda) in relation to sediment microflora ». *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, vol. 27, no 4, p. 685–699.
- . 1970c. « The effect of a deposit-feeding amphipod on the metabolism of benthic microflora ». *Limnology and Oceanography*, vol. 15, no 1, p. 21–30.
- . 1976. « The central role of invertebrate faeces in sediment decomposition ». Dans *The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes*, sous la dir. de J. M. Anderson et A. Macfadyen, p. 301–321. Oxford, Royaume-Unis : Blackwell Scientific Publications.

- Haubert, D., R. Langel, S. Scheu et L. Ruess. 2005. « Effects of food quality, starvation and life stage on stable isotope fractionation in Collembola ». *Pedobiologia*, vol. 49, no 3, p. 229–237.
- Hebert, P. D. N., E. H. Penton, J. M. Burns, D. H. Janzen et W. Hallwachs. 2004. « Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astrartes fulgerator* ». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 101, no 41, p. 14812–14817.
- Hecky, R. E. et R. H. Hesslein. 1995. « Contributions of benthic algae to lake food webs as revealed by stable isotope analysis ». *Journal of the North American Benthological Society*, p. 631–653.
- Herzka, S. Z. et G. J. Holt. 2000. « Changes in isotopic composition of red drum (*Sciaenops ocellatus*) larvae in response to dietary shifts: potential applications to settlement studies ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 57, no 1, p. 137–147.
- Hétu, B. 1998. « La déglaciation de la région de Rimouski, Bas-Saint-Laurent (Québec): indices d'une récurrence glaciaire dans la mer de Goldthwait entre 12 400 et 12 000 BP ». *Géographie physique et Quaternaire*, vol. 52, no 3, p. 325–347.
- Hobbie, E. A., S. A. Macko et H. H. Shugart. 1999. « Insights into nitrogen and carbon dynamics of ectomycorrhizal and saprotrophic fungi from isotopic evidence ». *Oecologia*, vol. 118, no 3, p. 353–360.
- Hobbie, E. A., N. S. Weber et J. M. Trappe. 2001. « Mycorrhizal vs saprotrophic status of fungi: the isotopic evidence ». *New Phytologist*, vol. 150, no 3, p. 601–610.
- Hobson, K. A. et R. G. Clark. 1992a. « Assessing avian diets using stable isotopes I: Turnover of ^{13}C in tissues. » *Condor*, vol. 94, no 1, p. 181–188.
- . 1992b. « Assessing avian diets using stable isotopes II: factors influencing diet-tissue fractionation ». *Condor*, p. 189–197.
- Hogg, I. D., C. Larose, Y. Lafontaine et K. G. Doe. 1998. « Genetic evidence for a *Hyalella* species complex within the Great Lakes - St. Lawrence River drainage basin: implications for ecotoxicology and conservation biology ». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 76, no 6, p. 1134–1152.

- Holt, R. D. 1994. « Ecology at the mesoscale: The influence of regional processes on local communities ». Dans *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspective*, sous la dir. de Ricklefs, R. E. et D. Schluter, p. 77–88. Chicago, Illinois, États-Unis : The University of Chicago Press.
- . 2003. « On the evolutionary ecology of species' ranges ». *Evolutionary Ecology Research*, vol. 5, no 2, p. 159–178.
- Holyoak, M., M. A. Leibold, N. Mouquet, R. D. Holt et M. F. Hoopes. 2005. « Metacommunities: A framework for large-scale community ecology ». Dans *Metacommunities: Spatial dynamics and ecological communities*, sous la dir. de Holyoak, M., M. A. Leibold et R. D. Holt, p. 1–31. Chicago, Illinois, États-Unis : The University of Chicago Press.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton, New Jersey, États-Unis : Princeton University Press, 392p.
- . 2006. « Neutral theory and the evolution of ecological equivalence ». *Ecology*, vol. 87, no 6, p. 1387–1398.
- Hutchinson, G. E. 1957. « Concluding remarks ». *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, vol. 22, p. 415–427.
- Jackson, J. K., J. M. Battle, B. P. White, E. M. Pilgrim, E. D. Stein, P. E. Miller et B. W. Sweeney. 2014. « Cryptic biodiversity in streams: A comparison of macroinvertebrate communities based on morphological and DNA barcode identifications ». *Freshwater Science*, vol. 33, no 1, p. 312–324.
- Jardine, T. D., K. A. Kidd et R. A. Cunjak. 2009. « An evaluation of deuterium as a food source tracer in temperate streams of eastern Canada ». *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 28, no 4, p. 885–893.
- Jombart, T. 2008. « adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers ». *Bioinformatics*, p. 1403–1405.
- Kaufman, M. R., R. R. Gradinger, B. A. Bluhm et D. M. O'Brien. 2008. « Using stable isotopes to assess carbon and nitrogen turnover in the Arctic sympagic amphipod *Onisimus litoralis* ». *Oecologia*, vol. 158, no 1, p. 11–22.

- Kent, C. et J. Wong. 1982. « An index of littoral zone complexity and its measurement ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 39, no 6, p. 847–853.
- Kielstra, B. 2014. « Thinking outside the lake: Multiple scales of amphipod recovery ». Kingston, Canada : Queen's University.
- Kiljunen, M., J. Grey, T. Sinisalo, C. Harrod, H. Immonen et R. I. Jones. 2006. « A revised model for lipid-normalizing $\delta^{13}\text{C}$ values from aquatic organisms, with implications for isotope mixing models ». *Journal of Applied Ecology*, vol. 43, no 6, p. 1213–1222.
- Kimura, M. 1980. « A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences ». *Journal of molecular evolution*, vol. 16, no 2, p. 111–120.
- Knowlton, N. 1993. « Sibling species in the sea ». *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 24, p. 189–216.
- Lande, R. 1981. « Models of speciation by sexual selection on polygenic traits ». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 78, no 6, p. 3721–3725.
- Layman, C. A., M. S. Araujo, R. Boucek, C. M. Hammerschlag-Peyer, E. Harrison, Z. R. Jud, P. Matich, A. E. Rosenblatt, J. J. Vaudo, L. A. Yeager, D. M. Post et S. Bearhop. 2012. « Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools ». *Biological Reviews*, vol. 87, no 3, p. 545–562.
- Legendre, P. et L. Legendre. 2012. *Numerical ecology*. 3e éd. anglaise. Amsterdam, Pays-Bas : Elsevier, 1006p.
- Leibold, M. A. 1995. « The niche concept revisited: mechanistic models and community context ». *Ecology*, vol. 76, no 5, p. 1371–1382.
- . 1996. « A graphical model of keystone predators in food webs: trophic regulation of abundance, incidence, and diversity patterns in communities ». *American Naturalist*, p. 784–812.
- . 1998. « Similarity and local co-existence of species in regional biotas ». *Evolutionary Ecology*, vol. 12, no 1, p. 95–110.

- Leibold, M. A et M. A McPeck. 2006. « Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology ». *Ecology*, vol. 87, no 6, p. 1399–1410.
- Leibold, M. A., E. P. Economo et P. Peres-Neto. 2010. « Metacommunity phylogenetics: separating the roles of environmental filters and historical biogeography ». *Ecology Letters*, vol. 13, no 10, p. 1290–1299.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, et al. 2004. « The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology ». *Ecology Letters*, vol. 7, no 7, p. 601–613.
- Logan, J. M., T. D. Jardine, T. J. Miller, S. E. Bunn, R. A. Cunjak et M. E. Lutcavage. 2008. « Lipid corrections in carbon and nitrogen stable isotope analyses: Comparison of chemical extraction and modelling methods ». *Journal of Animal Ecology*, vol. 77, no 4, p. 838–846.
- Logue, J. B., N. Mouquet, H. Peter, H. Hillebrand and The Metacommunity Working Group. 2011. « Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory ». *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 26, no 9, p. 482–491.
- Lomolino, M. V., B. R. Riddle, R. J. Whittaker et J. H. Brown. 2010. *Biogeography*. 4e éd. Sunderland, Massachusetts, États-Unis : Sinauer Associates Inc, 624p.
- MacDonald, G.M. 2003. *Biogeography: Space, time and life*. États-Unis : John Wiley & Sons, 528p.
- Macko, S. A., W. Y. Lee et P. L. Parker. 1982. « Nitrogen and carbon isotope fractionation by two species of marine amphipods: Laboratory and field studies ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, vol. 63, no 2, p. 145–149.
- MacLeod, N. A. et D. R. Barton. 1998. « Effects of light intensity, water velocity, and species composition on carbon and nitrogen stable isotope ratios in periphyton ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 55, no 8, p. 1919–1925.
- MacNeil, C., J. T. A. Dick et R. W. Elwood. 1997. « The trophic ecology of freshwater *Gammarus* spp. (Crustacea: Amphipoda): Problems and perspectives concerning the functional feeding group concept ». *Biological Reviews*, vol. 72, no 3, p. 349–364.

- Mancinelli, G. 2012. « On the trophic ecology of Gammaridea (Crustacea: Amphipoda) in coastal waters: A European-scale analysis of stable isotopes data ». *Estuarine Coastal and Shelf Science*, vol. 114, p. 130–139.
- Martínez del Río, C. et R. Anderson-Sprecher. 2008. « Beyond the reaction progress variable: the meaning and significance of isotopic incorporation data ». *Oecologia*, vol. 156, p. 765–772.
- Matthews, B. et A. Mazumder. 2003. « Compositional and interlake variability of zooplankton affect baseline stable isotope signatures ». *Limnology and Oceanography*, vol. 48, no 5, p. 1977–1987.
- . 2008. « Detecting trophic-level variation in consumer assemblages ». *Freshwater Biology*, vol. 53, no 10, p. 1942–1953.
- Mayfield, M. M. et J. M. Levine. 2010. « Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities ». *Ecology letters*, vol. 13, no 9, p. 1085–1093.
- Mayr, E. 1964. *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist*. 2e éd. New York, États-Unis : Dover Publications, 334p.
- McCutchan Jr., J. H., W. M. Lewis Jr., C. Kendall et C. McGrath. 2003. « Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen and sulfur ». *Oikos*, vol. 102, p. 378–390.
- McPeck, M. A. et R. Gomulkiewicz. 2005. « Assembling and depleting species in metacommunities: Insights from ecology, population genetics, and macroevolution ». Dans *Metacommunities: Spatial dynamics and ecological communities*, sous la dir. de Holyoak, M., M. A. Leibold et R. D. Holt, p. 355–373. Chicago, Illinois, États-Unis : The University of Chicago Press.
- Michener, R. et K. Lajtha (dir.). 2007. *Stable isotopes in ecology and environmental science*. 2^e éd. Malden, Massachussets, États-Unis : Wiley-Blackwell, 566p.
- Minagawa, M. et E. Wada. 1984. « Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age ». *Geochimica et Cosmochimica Acta*, vol. 48, no 5, p. 1135–1140.

- Mouquet, N., M.F. Hoopes et P. Amarasekare. 2005. « The world is patchy and heterogeneous! Trade-off and source-sink dynamics in competitive metacommunities ». Dans *Metacommunities: Spatial dynamics and ecological communities*, sous la dir. de Holyoak, M., M. A. Leibold et R. D. Holt, p. 237–262. Chicago, Illinois, États-Unis : The University of Chicago Press.
- Mouquet, N. et M. Loreau. 2002. « Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypothesis ». *The American Naturalist*, vol. 159, no 4, p. 420–426.
- . 2003. « Community patterns in source-sink metacommunities ». *American Naturalist*, vol. 162, no 5, p. 544–557.
- Mundy, C. J., M. Gosselin, M. Starr et C. Michel. 2010. « Riverine export and the effects of circulation on dissolved organic carbon in the Hudson Bay system, Canada ». *Limnology and Oceanography*, vol. 55, no 1, p. 315.
- Murphy, J. et J. P. Riley. 1962. « A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters ». *Analytica chimica acta*, vol. 27, p. 31–36.
- Murren, C. J., R. Julliard, C. D. Schlichting et J. Clobert. 2001. « Dispersal, individual phenotype, and phenotypic plasticity ». Dans *Dispersal*, sous la dir. de Clobert, J., É. Danchin, A. A. Dhondt et J. D. Nichols, p. 261–272. Oxford, Royaume-Uni : Oxford University Press.
- Narum, S. R., C. A. Buerkle, J. W. Davey, M. R. Miller et P. A. Hohenlohe. 2013. « Genotyping-by-sequencing in ecological and conservation genomics ». *Molecular ecology*, vol. 22, no 11, p. 2841–2847.
- Nathan, R. 2001. « The challenges of studying dispersal ». *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 16, no 9, p. 481–483.
- Nekola, J. C. et P. S. White. 1999. « The distance decay of similarity in biogeography and ecology ». *Journal of Biogeography*, vol. 26, no 4, p. 867–878.
- Nicholls, B. et P. Racey. 2006. « Habitat selection as a mechanism of resource partitioning in two cryptic bat species *Pipistrellus pipistrellus* and *Pipistrellus pygmaeus* ». *Ecography*, vol. 29, no 5, p. 697–708.
- Normand, C. 2009. « Caractérisation des impacts de l'utilisation du territoire sur 20 lacs en villégiature par l'étude des communautés de macro-invertébrés benthiques : une approche comparative par bassin versant ». Rimouski, Canada : Université du Québec à Rimouski.

- Nosil, P. 2012. *Ecological speciation*. Oxford, Royame-Uni : Oxford University Press, 280p.
- Oertli, B. 1993. « Leaf litter processing and energy flow through macroinvertebrates in a woodland pond (Switzerland) ». *Oecologia*, vol. 96, no 4, p. 466–477.
- Owen, K., K. Charlton-Robb et R. Thompson. 2011. « Resolving the trophic relations of cryptic species: An example using stable isotope analysis of dolphin teeth ». *PLOS ONE*, vol. 6, no 2, p. e16457.
- Paradis, E. 2010. « pegas: an R package for population genetics with an integrated-modular approach ». *Bioinformatics*, vol. 26, p. 419–420.
- Parnell, A. C., R. Inger, S. Bearhop et A. L. Jackson. 2010. « Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation ». *PLoS ONE*, vol. 5, no 3, p. e9672.
- Peck, S. B. 1975. « Amphipod dispersal in the fur of aquatic mammals ». *Canadian Field-Naturalist*, vol. 89, no 2, p. 181–182.
- Peres-Neto, P. R., P. Legendre, S. Dray et D. Borcard. 2006. « Variation partitioning of species data matrices: Estimation and comparison of fractions ». *Ecology*, vol. 87, no 10, p. 2614–2625.
- Peterson, B. J. et B. Fry. 1987. « Stable isotopes in ecosystem studies ». *Annual review of ecology and systematics*, p. 293–320.
- Pfenninger, M. et K. Schwenk. 2007. « Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions ». *BMC Evolutionary Biology*, vol. 7, no 1, p. 121.
- Phillips, D. L. et J. W. Gregg. 2003. « Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources ». *Oecologia*, vol. 136, no 2, p. 261–269.
- Phillips, D. L. et P. L. Koch. 2002. « Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models ». *Oecologia*, vol. 130, no 1, p. 114–125.
- Polis, G. A., M. E. Power et G. R. Huxel. 2004. *Food webs at the landscape level*. Chicago, Illinois, États-Unis : University of Chicago Press, 528p.
- Post, D. M. 2002. « Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions ». *Ecology*, vol. 83, no 3, p. 703–718.

- Post, D. M, C. A Layman, D. A Arrington, G. Takimoto, J. Quattrochi et C. G Montana. 2007. « Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses ». *Oecologia*, vol. 152, no 1, p. 179–189.
- Qi, H., T. B. Coplen, H. Geilmann, W. A. Brand et J. K. Böhlke. 2003. « Two new organic reference materials for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ measurements and a new value for the $\delta^{13}\text{C}$ of NBS 22 oil ». *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, vol. 17, no 22, p. 2483–2487.
- R Core Team. 2014. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria : R Foundation for statistical computing.
- Rounick, J. S. et M. J. Winterbourn. 1986. « Stable carbon isotopes and carbon flow in ecosystems ». *BioScience*, vol. 36, p. 171–177.
- Ricklefs, R. E. 1987. « Community diversity: relative roles of local and regional processes ». *Science*, vol. 235, no 4785, p. 167–171.
- . 2004. « A comprehensive framework for global patterns in biodiversity ». *Ecology Letters*, vol. 7, no 1, p. 1–15.
- Rowell, K. et D. W. Blinn. 2003. « Herbivory on a chemically defended plant as a predation deterrent in *Hyaella azteca* ». *Freshwater Biology*, vol. 48, no 2, p. 247–254.
- Sáez, A. G et E. Lozano. 2005. « Body doubles ». *Nature*, vol. 433, no 7022, p. 111.
- Schindler, D. E. et M. D. Scheuerell. 2002. « Habitat coupling in lake ecosystems ». *Oikos*, p. 177–189.
- Schluter, D. et J. D. McPhail. 1992. « Ecological Character Displacement and Speciation in Sticklebacks ». *The American Naturalist*, vol. 140, no 1, p. 85–108.
- Schwartz, S. S. 1992. « Benthic predators and zooplanktonic prey: predation by *Crangonyx shoemakeri* (Crustacea; Amphipoda) on *Daphnia obtusa* (Crustacea; Cladocera) ». *Hydrobiologia*, vol. 237, no 1, p. 25–30.
- Shmida, A. et M. V. Wilson. 1985. « Biological determinants of species diversity ». *Journal of Biogeography*, p. 1–20.

- Siemers, B. M., S. Greif, I. Borissov, S. L. Voigt-Heucke et C. C. Voigt. 2011. « Divergent trophic levels in two cryptic sibling bat species ». *Oecologia*, vol. 166 p. 69–78.
- Siepielski, A. M., K. L. Hung, E. E.B. Bein et M. A. McPeck. 2010. « Experimental evidence for neutral community dynamics governing an insect assemblage ». *Ecology*, vol. 91, no 3, p. 847–857.
- Siepielski, A. M. et M. A. McPeck. 2010. « On the evidence for species coexistence: a critique of the coexistence program ». *Ecology*, vol. 91, no 11, p. 3153–3164.
- Silvertown, J. 2004. « Plant coexistence and the niche ». *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 19, no 11, p. 605–611.
- Simpson, S. J. et D. Raubenheimer. 2012. *The nature of nutrition: A unifying framework from animal adaptation to human obesity*. Princeton, New Jersey, États-Unis : Princeton University Press, 239p.
- Smith, D. G. 2001. *Pennak's freshwater invertebrates of the United States: Porifera to Crustacea*. 4e éd. New York, États-Unis : Wiley, 648p.
- Smith, G. K. 2013. « The coexistence of ecologically similar species ». Austin, Texas, États-Unis : The University of Texas at Austin.
- Smock, L. A. et D. L. Stoneburner. 1980. « The response of macroinvertebrates to aquatic macrophyte decomposition ». *Oikos*, p. 397–403.
- Soberón, J. 2007. « Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species ». *Ecology letters*, vol. 10, no 12, p. 1115–1123.
- Soininen, J., R. McDonald et H. Hillebrand. 2007. « The distance decay of similarity in ecological communities ». *Ecography*, vol. 30, no 1, p. 3–12.
- Solomon, C. T., S. R. Carpenter, M. K. Clayton, J. J. Cole, J. J. Coloso, M. L. Pace, M. J. Vander Zanden et B. C. Weidel. 2011. « Terrestrial, benthic, and pelagic resource use in lakes: results from a three-isotope Bayesian mixing model ». *Ecology*, vol. 92, no 5, p. 1115–1125.
- Spence, K. et J. Rosenheim. 2005. « Isotopic enrichment in herbivorous insects: a comparative field-based study of variation ». *Oecologia*, vol. 146, no 1, p. 89–97.

- Stephenson, R. L., F. C. Tan et K. H. Mann. 1986. « Use of stable carbon isotope ratios to compare plant material and potential consumers in a seagrass bed and a kelp bed in Nova Scotia, Canada ». *Marine Ecology Progress Series*, vol. 30, p. 1–7.
- Strayer, D. L. et S. E. G. Findlay. 2010. « Ecology of freshwater shore zones ». *Aquatic Sciences*, vol. 72, no 2, p. 127–163.
- Strayer, D. et G. E. Likens. 1986. « An energy budget for the zoobenthos of Mirror Lake, New Hampshire ». *Ecology*, p. 303–313.
- Strong, D. R. 1972. « Life history variation among populations of an amphipod (*Hyalella azteca*) ». *Ecology*, vol. 53, no 6, p. 1103–1111.
- Stutz, H. L., D. K. Shiozawa et R. P. Evans. 2010. « Inferring dispersal of aquatic invertebrates from genetic variation: a comparative study of an amphipod and mayfly in Great Basin springs ». *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 29, no 3, p. 1132–1147.
- Swanson, G. A. 1984. « Dissemination of amphipods by waterfowl ». *The Journal of wildlife management*, p. 988–991.
- Syväranta, J., H. Hämäläinen et R. I. Jones. 2006. « Within-lake variability in carbon and nitrogen stable isotope signatures ». *Freshwater Biology*, vol. 51, no 6, p. 1090–1102.
- Thomas, P., D. Blinn et P. Keim. 1997. « Genetic and behavioural divergence among desert spring amphipod populations ». *Freshwater Biology*, vol. 38, no 1, p. 137–143.
- Tieszen, L. L., T. W. Boutton, K. G. Tesdahl et N. A. Slade. 1983. « Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet ». *Oecologia*, vol. 57, p. 32–37.
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton, New Jersey, États-Unis : Princeton University Press, 296p.
- Tolonen, K. T., H. Hämäläinen, I. J. Holopainen et J. Karjalainen. 2001. « Influences of habitat type and environmental variables on littoral macroinvertebrate communities in a large lake system ». *Archiv für Hydrobiologie*, vol. 152, no 1, p. 39–67.

- Vadeboncoeur, Y., M. J. Vander Zanden et D. M. Lodge. 2002. « Putting the lake back together: reintegrating benthic pathways into lake food web models ». *BioScience*, vol. 52, p. 44–54.
- Vanderklift, M. A. et S. Ponsard. 2003. « Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis ». *Oecologia*, vol. 136, p. 169–182.
- Vander Zanden, M. J. et J. B. Rasmussen. 2001. « Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies ». *Limnology and Oceanography*, vol. 46, no 8, p. 2061–2066.
- Vander Zanden, M. J., M. K. Clayton, E. K. Moody, C. T. Solomon et B. C. Weidel. 2015. « Stable isotope turnover and half-life in animal tissues: a literature synthesis ». *PLOS ONE*, vol. 10: p. e0116182.
- Vanschoenwinkel, B., S. Gielen, M. Seaman et L. Brendonck. 2008. « Any way the wind blows-frequent wind dispersal drives species sorting in ephemeral aquatic communities ». *Oikos*, vol. 117, no 1, p. 125–134.
- Vanschoenwinkel, B., S. Gielen, H. Vandewaerde, M. Seaman et L. Brendonck. 2008. « Relative importance of different dispersal vectors for small aquatic invertebrates in a rock pool metacommunity ». *Ecography*, vol. 31, no 5, p. 567–577.
- Vanschoenwinkel, B. S., A. Waterkeyn, T. Vandecaetsbeek, O. Pineau, P. Grillas et L. Brendonck. 2008. « Dispersal of freshwater invertebrates by large terrestrial mammals: a case study with wild boar (*Sus scrofa*) in Mediterranean wetlands ». *Freshwater Biology*, vol. 53, no 11, p. 2264–2273.
- Veech, J. A. 2013. « A probabilistic model for analysing species co-occurrence ». *Global Ecology and Biogeography*, vol. 41, no 6, p. 1029–1035.
- . 2014. « The pairwise approach to analysing species co-occurrence ». *Journal of Biogeography*, vol. 41, no 6, p. 1029–1035.
- Vellend, M. 2010. « Conceptual synthesis in community ecology ». *Quarterly Review of Biology*, vol. 85, p. 183–206.
- Vergilino, R., K. Dionne, C. Nozais, F. Dufresne et C. Belzile. 2012. « Genome size differences in *Hyalella* cryptic species ». *Genome*, vol. 55, no 2, p. 134–139.

- Weatherhead, M. A. et M. R. James. 2001. « Distribution of macroinvertebrates in relation to physical and biological variables in the littoral zone of nine New Zealand lakes ». *Hydrobiologia*, vol. 462, p. 115–129.
- Webster, J. R. et E. F. Benfield. 1986. « Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems ». *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 17, p. 567–594.
- Wellborn, G. A. 1994. « Size-Biased predation and prey life histories: A comparative study of freshwater amphipod populations ». *Ecology*, vol. 75, no 7, p. 2104–2117.
- . 2002. « Trade-off between competitive ability and antipredator adaptation in a freshwater amphipod species complex ». *Ecology*, vol. 83, no 1, p. 129–136.
- Wellborn, G. A. et R. E. Broughton. 2008. « Diversification on an ecologically constrained adaptive landscape ». *Molecular Ecology*, vol. 17, no 12, p. 2927–2936.
- Wellborn, G. A. et R. D. Cothran. 2007. « Niche diversity in crustacean cryptic species: complementarity in spatial distribution and predation risk ». *Oecologia*, vol. 154, no 1, p. 175–183.
- Wellborn, G. A., R. Cothran et S. Bartholf. 2005. « Life history and allozyme diversification in regional ecomorphs of the *Hyaella azteca* (Crustacea: Amphipoda) species complex ». *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 84, no 2, p. 161–175.
- Wellborn, G. A., D. K. Skelly et E. E. Werner. 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 27, p. 337–363.
- Wellborn, G. A. et S. E. Bartholf. 2005. « Ecological context and the importance of body and gnathopod size for pairing success in two amphipod ecomorphs ». *Oecologia*, vol. 143, no 2, p. 308–316.
- Wellborn, G. A. et E. Capps. 2013. « Establishment of a new population by a single gravid colonist: implications for *Hyaella* biogeography and speciation ». *Evolutionary Ecology*, vol. 27, no 1, p. 101–115.
- Welschmeyer, N. A. 1994. « Fluorometric analysis of chlorophyll *a* in the presence of chlorophyll *b* and pheopigments ». *Limnology and Oceanography*, vol. 39, no 8, p. 1985–1992.

- Weston, D. P., H. C. Poynton, G. A. Wellborn, M. J. Lydy, B. J. Blalock, M. S. Sepulveda et J. K. Colbourne. 2013. « Multiple origins of pyrethroid insecticide resistance across the species complex of a nontarget aquatic crustacean, *Hyaella azteca* ». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 110, p. 16532–16537.
- Wetzel, R. G. 2001. *Limnology: Lake and river ecosystems*. Waltham, Massachussets, États-Unis : Academic Press, 1006p.
- Whitehead, R. F., S. Mora, S. Demers, M. Gosselin, P. Monfort et B. Mostajir. 2000. « Interactions of ultraviolet-B radiation, mixing, and biological activity on photobleaching of natural chromophoric dissolved organic matter: a mesocosm study ». *Limnology and Oceanography*, p. 278–291.
- Wiens, J. A. 1977. « On competition and variable environments ». *American Scientist*, p. 590–597.
- Wilson, D. Sloan. 1992. « Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection ». *Ecology*, p. 1984–2000.
- Witt, J. D. S et P. D. N Hebert. 2000. « Cryptic species diversity and evolution in the amphipod genus *Hyaella* within central glaciated North America: a molecular phylogenetic approach ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 57, no 4, p. 687–698.
- Witt, J. D. S., D. L. Threlhoff et P. D. N. Hebert. 2006. « DNA barcoding reveals extraordinary cryptic diversity in an amphipod genus: implications for desert spring conservation ». *Molecular Ecology*, vol. 15, no 10, p. 3073–3082.
- Wright, S. 1943. « Isolation by distance ». *Genetics*, vol. 28, no 2, p. 114.
- Yokoyama, H., A. Tamaki, K. Harada, K. Shimoda, K. Koyama et Y. Ishihi. 2005. « Variability of diet-tissue isotopic fractionation in estuarine macrobenthos ». *Marine Ecology Progress Series*, vol. 296, p. 115–128.
- Zhang, D. Y, K. Lin et I. Hanski. 2004. « Coexistence of cryptic species ». *Ecology Letters*, vol. 7, no 3, p. 165–169.
- Zickovich, J. M. et A. J. Bohonak. 2007. « Dispersal ability and genetic structure in aquatic invertebrates: a comparative study in southern California streams and reservoirs ». *Freshwater Biology*, vol. 52, no 10, p. 1982–1996.